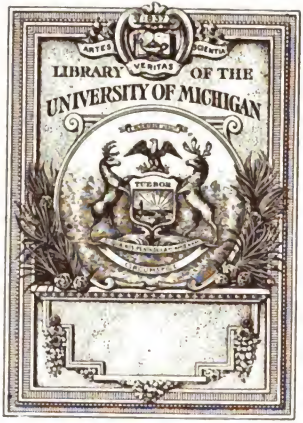
Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes

Carl Hess

Digitized by Google



Digitized by Google

QP
475
.H58

Digitized by Google

Digitized by Google

VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE DES GESICHTSSINNES

VON

C. HESS

MIT 3 TAFELN UND 45 FIGUREN IM TEXT

ABDRUCK AUS
HANDBUCH DER VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE
HERAUSGEGEBEN VON HANS WINTERSTEIN. BD. 4

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912

Digitized by Google

Alle Rechte vorbehalten.

Digitized by Google

Die vergleichende Forschung hat beim Studium des Sehorganes sich lange Zeit vorwiegend anatomischen Aufgaben zugewendet. Erst die Arbeiten der letzten Jahre haben gezeigt, daß von der vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes weite, bedeutende Gebiete einer wissenschaftlichen Behandlung in wesentlich größerem Umfange zugängig sind, als bisher vielfach für möglich gehalten wurde. Es ergaben sich neue Befunde und Fragestellungen, die für die Physiologie selbst wie für manches Nachbargebiet, wohl auch für die vergleichende Psychologie, von Interesse werden können. Aus den neu gewonnenen Gesichtspunkten lassen sich alte Irrtümer aufklären, Widersprüche lösen, bis dahin unverständliche Befunde leicht verständlich machen und mit anderen, scheinbar fernabliegenden verknüpfen.

Von solchem Standpunkte einen Ueberblick über das bisher Gefundene zu gewinnen, schien wünschenswert, trotz der Mängel, die dem ersten Versuche auf einem in vieler Hinsicht neuen Gebiete wohl immer anhaften werden.

Würzburg, März 1912.

C. Hess.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

Erster Teil. Lichtsinn 1
I. Lichtsinn bei Wirbeltieren 3
A. Säuger 3
B. Vögel 9
Farbensinn und Adaptation bei Tagvögeln 9
Adaptative Aenderungen im Vogelauge 12
Farbensinn und Adaptation bei Nachtvögeln 14
Ueber das Pupillenspiel der Vögel 15
Einige Folgerungen, die sich für die Lehre vom Sehen der Vögel aus den mitgeteilten Befunden ergeben 20
C. Reptilien 28
D. Amphibien 38
E. Fische 46
F. Amphioxus 65
Literatur 67
II. Lichtsinn bei Wirbellosen 70
A. Crustaceen 70
a) Marine Krebse 70
b) Süßwasserkrebse 76
B. Insekten 90
a) Raupen 90
b) Culex, Musca, Coccinella 95
c) Bienen 106
d) Ameisen 116
C. Cephalopoden 123
D. Muscheln 128
E. Würmer 135
F. Echinodermen 142
G. Cölenteraten 143
H. Einzellige 146
III. Rückblick 150
Literatur 157

Zweiter Teil. Dioptrik, Sichtbare Lichtwirkungen am Sehorgan 165
I. Das Sehorgan der Wirbeltiere 165
A. Linse 166
B. Pupille 169
C. Tapetum 176
D. Sehpurpur 179

Digitized by Google

Seite

E. Pigmentwanderung; Veränderungen am Neuroepithel 185
F. Sehschärfe, Refraktion 194
G. Binocularsehen, Augenbewegungen 205
II. Das Sehorgan der Wirbellosen 208
Literatur 231

Dritter Teil. Akkommodation 235
A. Fische 236
B. Amphibien 239
C. Reptilien 243
D. Vögel 254
E. Säuger 272
F. Wirbellose 275
Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck 282
Zusammenfassung 284
Literatur 285
Autorenregister 287
Sachregister 290

Digitized by Google

Erster Teil.

Lichtsinn.

Die Frage, ob es möglich sei, über einen bei Tieren etwa vorhandenen Farbensinn Aufschluß zu bekommen, wird noch vielfach mit Nein beantwortet. Man begründet eine solche Stellungnahme damit, daß die Tiere nicht imstande seien, uns über die Art ihrer optischen Wahrnehmungen Auskunft zu geben, wie es der Mensch durch die Bezeichnung der verschiedenen Farben zu tun vermöge. Man vergißt hier, daß die Bezeichnung uns über die Sehqualitäten eines Menschen nur unvollkommen Auskunft geben kann: Wenn jemand einen für uns roten Gegenstand gleichfalls rot nennt, so wissen wir noch nicht, ob seine Sehqualitäten mit den unsrigen übereinstimmen. Ist doch bekannt, daß z. B. viele Rotgrünblinde ein ihnen vorgelegtes für den Normalen rotes Papier vielfach richtig als rot bezeichnen, obschon wir durch geeignete Methoden leicht nachweisen können, daß sie es nicht rot, wie wir, sondern dunkelgelb sehen. Selbst der total Farbenblinde, den man auffordert, aus einer Reihe farbiger Papiere die roten auszusuchen, trifft dies meist richtig, indem er die für ihn dunkelsten wählt (Hering). Bei älteren Leuten zeigt die Linse oft beträchtliche Gelbfärbung, die zur Folge hat, daß ihnen die für uns schön blauen Farben dunkler und mehr mit grau verhüllt erscheinen, als einem jugendlichen Auge mit weniger stark gelb gefärbter Linse; sie bezeichnen ein ihnen vorgelegtes Papier als blau, obschon es ihnen wesentlich anders erscheinen kann als uns. Hier, wie in vielen anderen Fällen, gibt uns also die Bezeichnung ungenügende bezw. falsche Auskunft über die Sehqualitäten des Untersuchten, und wir erhalten über letztere erst durch besondere Versuchsanordnungen Aufschluß, in den vorliegenden Fällen z. B. durch die Methode der Gleichungen, d. h. das Aufsuchen von zwei farbigen Lichtern, die uns wesentlich verschieden, dem zu Untersuchenden aber ähnlich bezw. gleich erscheinen.

Bei vielen niederen Tieren gelang mir mit geeigneten, unten ausführlicher zu besprechenden Methoden die Herstellung einer Art von Gleichungen auf Grund der Tatsache, daß manche Tiere uns oft

Digitized by Google

überraschend genau Auskunft darüber geben können, welches von zwei verschiedenen Lichtern auf sie als das hellere wirkt bezw. ob beide wie gleich helle Lichter auf sie wirken. Hier kommen wir nun an eine Grenze: der Mensch kann bei Herstellung einer solchen Gleichung angeben, ob bezw. wann die miteinander verglichenen Lichter für ihn sowohl in bezug auf Farbe als in bezug auf Helligkeit gleich sind. Die in Rede stehenden Tiere geben uns durch ihre Verteilung zunächst nur an, daß die beiden Lichter auf sie so wirken, wie es der Fall sein muß, wenn sie für ihre Augen gleich hell sind. Die Möglichkeit, daß die Lichter in der Farbe für sie noch verschieden seien, ist dabei zunächst noch nicht sicher auszuschließen; indessen kann, wie das Folgende zeigt, die Art der gewonnenen Gleichungen uns schon sehr wertvolle Aufschlüsse über den Lichtsinn der fraglichen Tiere geben. Bei Fischen gelang es mir ferner, neben den eben besprochenen auch noch Gleichungen zwischen farbigem Objekt und Grund in ähnlicher Weise in Anwendung zu ziehen, wie wir es bei der wissenschaftlichen Untersuchung farbenblinder Menschen tun, und dadurch zu zeigen, daß die verglichenen Objekte für sie nicht bloß in der Helligkeit, sondern auch in der Farbe gleich erscheinen; bei Vögeln konnte ich durch Beobachtungen nach dem Prinzip der Seebeck-Holmgrenschen Probe weitergehende Aufschlüsse über die Art ihres Farbensinnes erhalten usf. Bei wieder anderen von mir entwickelten Versuchsanordnungen geben uns manche Tiere ziemlich genau Auskunft darüber, was sie sehen und was sie nicht sehen, indem sie z. B. die ihnen sichtbaren Futterkörner aufnehmen, jene aber, die sie nicht mit den Augen wahrnehmen können, unberührt lassen. Indem ich solche Untersuchungen an verschiedenen Wirbeltieren mit geeigneten farbigen Lichtern bei wechselnden Lichtstärken und bei verschiedenen Adaptationszuständen vornahm, konnte ich unter anderem feststellen, wie weit das Spektrum bei einer Reihe von Tierarten am langwelligen wie am kurzwelligen Ende reicht, an welcher Stelle es für ihr dunkeladaptiertes Auge am hellsten ist und um wie viele Male es hier für sie heller ist als an den übrigen Stellen. Meine messenden Bestimmungen der relativen Reizwerte homogener Lichter machen es zum ersten Male möglich, der Frage näher zu treten, ob überhaupt zwischen dem Lichtsinne der untersuchten Tiere und jenem des Menschen irgend eine Beziehung, Aehnlichkeit oder Verschiedenheit, besteht. Durch Grenzbestimmungen an hell- und an dunkeladaptierten Tieren konnte ich den Umfang der adaptativen Empfindlichkeitssteigerung durch Dunkelaufenthalt, zum Teile ziemlich genau, messend bestimmen. Indem wir solche Versuche, in geeigneter Weise für die einzelne Art angepaßt, systematisch in der ganzen Tierreihe vornehmen, erhalten wir Antwort auf viele bisher für unlösbar gehaltene Fragen. (Eine Reihe weiterer neuer Methoden wird im Verlaufe unserer Darstellung zu besprechen sein.)

Die hier kurz angedeuteten Methoden waren bisher nicht zur Untersuchung des Lichtsinnes in der Tierreihe benützt worden. Ein wesentlicher Vorzug derselben besteht unter anderem darin, daß sie bei einer großen Zahl von Arten verhältnismäßig leicht angewendet werden können und daher insbesondere auch vergleichende Untersuchungen ermöglichen. Der bei Untersuchung des Lichtsinnes in der Wirbeltierreihe von früheren Autoren fast ausschließlich benützten

Digitized by Google

Dressurmethode (s. u.) kommt naturgemäß nur ein verhältnismäßig kleines Anwendungsgebiet zu. Bei einigen Tierarten kann die Untersuchung der Wirkung farbiger Lichter auf das Pupillenspiel wertvolle Aufschlüsse geben.

I. Lichtsinn bei Wirbeltieren.

A. Säuger.

Die Autoren, die bisher über den Farbensinn bei Säugern Untersuchungen anstellten, bedienten sich in der Regel solcher Methoden, bei welchen die Tiere auf bestimmte farbige Objekte dressiert wurden.

Lubbock dressierte (1889) einen gelehrigen Hund, zunächst Täfelchen, auf die einfache Worte gedruckt waren, zu unterscheiden und auf Kommando bezw. auf bestimmte Assoziationen bestimmte Täfelchen zu apportieren. Während dies ziemlich leicht gelang, bemühte er sich vergebens, den Hund auch auf Unterscheidung verschiedenfarbiger Täfelchen zu dressieren, sodaß das Tier etwa nach Vorhalten einer bestimmten Farbe die gleich gefärbten Täfelchen gebracht hätte. Lubbock betonte selbst, daß das negative Ergebnis dieses Versuches nichts beweisen könne und forderte zu dessen Wiederholung auf. Elmer Gates (1895) setzte Hunden verschieden gefärbte und graue Gefäße vor und brachte immer nur in ein bestimmt gefärbtes ihr Futter. Bei anderen Versuchen lagen farbige Metallplatten auf einem Gang, durch den der Hund laufen mußte; bestimmt gefärbte Platten waren mit einer elektrischen Batterie verbunden, so daß das Tier bei ihrer Berührung einen Schlag bekam. Er schloß aus seinen Versuchen, daß die Hunde nicht allein Farben überhaupt, sondern auch feine Nuancen derselben wahrnehmen. Bei Affen machte Garner Versuche mit gefärbtem Futter, Kinnaman (1902) ließ, ähnlich wie Elmer Gates, Affen ihre Nahrung aus Gläsern nehmen, die mit farbigen und grauen Papieren bekleidet waren, usf.; aus der Art der Reaktion der Tiere gegenüber den verschiedenen Gläsern schloß auch er, daß an der Fähigkeit der Farbenwahrnehmung bei Affen nicht zu zweifeln sei.

In der von Lubbock vorgeschlagenen Weise gingen Himstedt und Nagel (1902) vor. Ersterem gelang es, einen Pudel so abzurichten, daß er z. B. auf das Kommando „Bring Rot" von verschieden farbigen Holzkugeln die roten brachte; in der Regel nahm er zunächst die scharlachroten oder feuerroten, weiterhin auch noch leuchtend orange gefärbte. diese aber nur zögernd und nur, wenn die rein roten schon weg waren. „Noch mehr bedachte er sich bei einer mit Bismarckbraun gefärbten Kugel, die einen deutlichen Stich ins Rot hatte." „Blau und Grau waren ihm offenbar in allen Helligkeitsabstufungen vom Rot mit allen seinen Helligkeitsabstufungen ganz wesentlich verschieden." Später (1907) gelang es, den Hund zu dressieren, daß er je nach der vorgehaltenen Farbe rote, blaue oder grüne Kugeln apportierte. Ein anderer Hund lernte, wenn auch nicht fehlerfrei, an verschiedenfarbigen Futterkästen Grün von verschiedenen Stufen von Grau zu unterscheiden (nur der grün gefärbte Kasten enthielt Futter). Dagegen erreichte Nicolai (1907) nicht, daß seine beiden Hunde rote von grünen Gefäßen zu unterscheiden lernten.

Digitized by Google

Hierher gehören auch Versuche von KALISCHER mit Hunden, die auf eine bestimmte „Freßfarbe“ dressiert wurden; auf Rot dressierte griffen selten bei Blau zu, öfter bei Grün, noch öfter bei Gelb und Orange; auf Blau dressierte griffen fast nie bei Rot, öfter bei Grün zu. Aehnlich dressierten SAMOILOFF und PHEOPHILAKTOWA (1907) Hunde, grüne Scheiben von verschieden hell grauen bis zu einem gewissen Grade zu unterscheiden. COLVIN und BURFORD (1909) dressierten Hunde, Katzen und Eichhörnchen, ihre Nahrung aus einem mit Normalrot gestrichenen Behälter zu holen. Daneben standen anders gefärbte leere Behälter. Im ganzen wurden die Farben in 86,7 Proz. unterschieden, die besten Resultate zeigte das Eichhorn. YERKES (1907) arbeitete mit Tanzmäusen, die bei Eintritt in den rot gefärbten Teil ihres Behälters einen elektrischen Schlag bekamen, nicht aber bei Eintritt in den grünen usw. PORTER (1904, 1906) ließ auch Sperlinge aus verschieden gefärbten Kästen Nahrung nehmen. DAVIS (1907, vgl. COLE) untersuchte den Waschbären (*Procyon*) nach der Methode der gefärbten Futterkästen, COLE (1907) fand bei den gleichen Tieren, daß eines derselben bei Versuchen mit Rot und Grün in $91^1/_2$ Proz. der Fälle richtig wählte, ein anderes in $83^1/_2$ Proz., doch mußten bei Experimenten mit farbigen Papieren viel mehr Versuche gemacht werden, um erfolgreiches Unterscheiden zu erzielen, als zur Unterscheidung von Schwarz und Weiß nötig waren. DAVIS meint aus seinen Versuchen schließen zu können, es sei sehr wahrscheinlich, daß der Waschbär farbenblind sei, was nach seiner nächtlichen Lebensweise ja auch zu erwarten sei. Ein derartiger Schluß scheint mir nach dem vorliegenden Material nicht genügend sicher begründet; durch Untersuchung solcher Tiere mit Methoden, wie ich sie beim Studium des Lichtsinnes der Fische entwickelte (s. u.), dürfte es leicht sein, bestimmtere Antwort auf die Frage nach ihrem Farbensinne zu erhalten. Auch Untersuchungen am Spektrum in der von mir beim Affen benützten Weise (s. u.) scheinen mir für die Beantwortung schwebender Fragen aussichtsreich zu sein.

Vom Standpunkte der wissenschaftlichen Farbenlehre kann unter den Dressurversuchen nur jenen hinsichtlich des Farbensinnes der fraglichen Tiere Beweiskraft zugesprochen werden, bei welchen die Möglichkeit genügend ausgeschlossen ist, daß die Tiere die Gegenstände etwa nur an ihren farblosen Helligkeitswerten erkannten; bei einem Teile der hier angeführten Versuche ist dieser Forderung Rechnung getragen, indem z. B. verschieden hell bezw. dunkel rote Objekte und neben diesen verschieden graue sichtbar gemacht wurden. (Vgl. hierüber auch die Versuche in dem Abschnitte über den Lichtsinn bei Fischen p. 60.)

PIPER (1905) untersuchte das elektromotorische Verhalten der Netzhäute verschiedener Säuger bei Bestrahlung mit farbigen Lichtern; er fand für Hund und Katze sowohl im hell- wie im dunkeladaptierten Auge die Reizwerte der spektralen Lichter den „Dämmerungswerten“ der menschlichen Netzhaut und der Kurve der Energieabsorption des Sehpurpurs entsprechend. Bei Kaninchen dagegen fand er im dunkeladaptierten Auge die stärkste Wirkung bei 540 $\mu\mu$, im helladaptierten bei 570 $\mu\mu$.

ORBÉLI (1907) studierte in PAWLOWS Institut die Beziehungen zwischen verschiedenen optischen Reizen und der Speichelsekretion. Er ging dabei unter anderem in der folgenden Weise vor: Auf einem weißen Schirme wurde ein rotes Quadrat sichtbar gemacht, gleichzeitig mit dem Erscheinen desselben dem Hunde Futter verabreicht; nach genügend häufiger Wiederholung solcher Versuche trat regelmäßig bei Erscheinen des roten Quadrates Speichelsekretion ein. Das gleiche war nun auch der Fall, wenn andersfarbige Quadrate

Digitized by Google

sichtbar gemacht wurden; erschienen abwechselnd rote und grüne Quadrate und wurde jedesmal nur bei Erscheinen des roten Futter verabreicht, so erreichte ORBÉLI nicht, daß etwa nur bei Erscheinen des roten Quadrates Speichelfluß eingetreten wäre. Auch bei anderen Modifikationen der Versuchsanordnung war das Ergebnis ein entsprechendes. Nie fanden sich Anhaltspunkte, die auf eine Verschiedenheit der Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge hingedeutet hätten. „Die bedingten Speichelreflexe sind beim Hunde stets durch Wechsel der Lichtintensität bedingt, die Wellenlänge spielt dabei keine Rolle." Daß aus diesen Befunden nicht etwa auf Farbenblindheit beim Hunde geschlossen werden darf, bedarf wohl keiner Betonung.

Weiter ergab sich aus ORBÉLIS Versuchen, daß jede beliebige Aenderung der Lichtstärke, sei es Abnahme oder Zunahme derselben, ferner Erscheinen von hellen Figuren auf dunklem Grunde oder aber von dunklen auf hellem Grunde den fraglichen Speichelreflex auslösen kann. Der Reizung durch eine größere Lichtstärke entsprach eine stärkere Wirkung auf den Speichelfluß. Der Grad der Reizung hängt nicht nur vom Grade der Lichtstärkenänderung ab, sondern auch von den Dimensionen der erhellten bzw. verdunkelten Flächen, die sichtbar gemacht werden; diese beiden Formen können sich gegenseitig kompensieren. Auch die Form der sichtbar gemachten Figuren ist von bestimmendem Einflusse auf die qualitativen Verschiedenheiten der optischen Reize. Führt das sichtbar gemachte Objekt eine Bewegung aus, so kann auch diese als ein spezieller Reiz wirken und die Richtung der ausgeführten Bewegung kann qualitative Verschiedenheiten des Reizes zur Folge haben und die Reaktionen des Hundes modifizieren. —

Von Laien wird dem Stiere eine Antipathie gegen Rot zugeschrieben; ich würde hier nicht davon sprechen, wenn nicht kürzlich BAUER (1910) die Meinung vertreten hätte, daß die „heftige Reaktion" des Stieres auf Rot „bekannt" sei, und wenn er nicht diese Behauptung zur Stütze seiner fehlerhaften Beobachtungen über eine angebliche Rotscheu bei Fischen (s. u.) herangezogen hätte. Im Hinblicke hierauf veranlaßte ich Herrn Bezirkstierarzt Dr. GEISSENDÖRFER zu einschlägigen Versuchen, über deren Ergebnis er mir folgendes mitteilt: Bei 30 Simmentaler Zuchtstieren von $1^1/_2$—4 Jahren wurden hell- oder dunkelrote Tücher vor den Augen geschwenkt und, wenn die Tiere diesen keine Beachtung schenkten, ihnen die Tücher leicht um den Kopf geschlagen. Ferner wurden solche Tücher auf den Boden gelegt oder an Scheunentore genagelt und die Stiere darauf zugeführt. Beim Schwenken der Tücher erschraken die meisten Tiere zunächst etwas, dann schauten sie sie ruhig an, gingen auf sie zu, beschnupperten sie, einzelne begannen sogar daran zu kauen. Wurden Stiere auf die am Boden liegenden oder an die Wand genagelten Tücher zugeführt, so zeigten sie gleichfalls nicht die mindeste Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten. „Kein einziger von diesen 30 Stieren wurde bei diesen Versuchen irgendwie in einen Reiz- oder Erregungszustand versetzt, die rote Farbe der Tücher war ihnen vollständig gleichgültig."

Ich selbst habe mich (1907) zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Säugern (Affen) in erster Linie einer bisher noch nicht benützten Methode bedient, bei der die Sichtbarkeit bezw. Unsichtbarkeit gebotenen Futters als Grundlage diente:

Auf einem mattschwarzen Grunde, auf dem Weizenkörner gleichmäßig ausgestreut waren, wurde im Dunkelzimmer ein lichtstarkes Spektrum entworfen. Ein Pavian, der mit Vorliebe solche Körner fraß, nahm, vor die Fläche gesetzt, sofort

Digitized by Google

alle Körner vom äußersten Rot bis zum äußersten Violett; nach wenigen Minuten war in der langen Körnerreihe eine Lücke entstanden, deren Grenzen am langwelligen wie am kurzwelligen Ende mit den Grenzen des Spektrums für unser Auge zusammenfielen. Bei einem anderen Versuche wurde der Affe längere Zeit dunkel adaptiert und das Spektrum durch Spaltverengerung so lichtschwach gemacht, daß für mein gut dunkeladaptiertes Auge fast nur noch die Körner in der Gegend des Gelb bis Grün eben sichtbar waren; der Affe griff sofort nach diesen und nahm wiederum alle für mich sichtbaren Körner, während er die für mich unsichtbaren liegen ließ.

Der Versuch lehrt, daß für den Affen das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende merklich genau so weit reicht, wie für unser Auge, und daß es für das dunkeladaptierte Tier in jener Gegend am hellsten ist, in der es auch für uns die größte Helligkeit hat. Danach ist die Annahme wohl die nächstliegende, daß die Sehqualitäten beim Pavian ähnliche oder die gleichen sind, wie beim Menschen.

Es dürfte nicht schwer sein, in der angegebenen Weise eine größere Reihe von Säugern zu untersuchen, soweit diese bei Aufnahme ihrer Nahrung nicht vorwiegend durch den Geruch geleitet werden.

Weitere Versuche, über die Helligkeitswahrnehmung bei Säugern Aufschluß zu bekommen, stellte ich in der Weise an, daß ich den Einfluß verschiedenfarbiger, in erster Linie homogener Lichter auf das Pupillenspiel systematisch verfolgte. M. Sachs (1892) hat zuerst den Nachweis erbracht, daß für die Pupille des Menschenauges die motorische Valenz einer Strahlung von deren Helligkeitswert abhängt, d. h. die uns am hellsten erscheinenden farbigen Lichter die größte Pupillenverengerung hervorrufen; dementsprechend stimmt z. B. die Kurve der pupillomotorischen Valenzen für das dunkeladaptierte Menschenauge bei entsprechend herabgesetzter Lichtstärke der Reizlichter mit der von Ewald Hering ermittelten Kurve der weißen Valenzen für das dunkeladaptierte Auge überein. Auf Grund dieser Erfahrungen schloß Sachs, daß umgekehrt das Verhalten der Pupillenreaktion zur Untersuchung des Farbensinnes unabhängig von den Angaben des Untersuchten über seinen Empfindungsinhalt dienen und also auch zur Untersuchung des Farbensinnes der Tiere herangezogen werden könne.

Bei Untersuchung der Vogelpupillen (s. d.) mit homogenen Lichtern erhielt ich verhältnismäßig leicht genügend verwertbare Ergebnisse, da hier die Pupillenreaktion im allgemeinen lebhafter ist, als bei den von mir untersuchten Säugern, und da verschiedene Umstände wegfallen, die die Untersuchung am Säugerauge erschweren können. Noch lebhafter und ausgiebiger als bei Vögeln reagierte die Pupille bei Cephalopoden, daher waren hier die Ergebnisse mit den von mir benützten photographischen Methoden besonders eindringliche (vgl. p. 124). Von Säugern untersuchte ich hauptsächlich Katzen, daneben auch Kaninchen, zum Vergleiche unter gleichen Bedingungen auch die Menschenpupille.

Von mehreren Versuchsanordnungen, mit welchen ich arbeitete, erwähne ich nur folgende: Durch passend aufgestellte Linsen und Prismen wird im Dunkelzimmer von einer 500-kerzigen Nernstlampe ein vertikales Spektrum von etwa 12 cm Höhe entworfen. An einem passend aufgestellten weißen Kartonstreifen ist die Stelle des äußersten Rot, sowie die Gegend des reinen Gelb, Grün und Blau des Spektrums

Digitized by Google

durch einen feinen horizontalen Strich bezeichnet; auf diesen Streifen wird der photographische Apparat eingestellt, Spektrum, Apparat und Streifen bleiben während der ganzen Versuche unverrückt stehen. Dicht neben dem Streifen wird das zu untersuchende Auge des Versuchstieres bezw. der Versuchsperson in das jeweils zu prüfende spektrale Licht gebracht. (Ueber die Einzelheiten der Anordnung und die dabei zu berücksichtigenden Fehlerquellen denke ich an anderer Stelle eingehender zu berichten. Ich werde dann auch verschiedene vorderhand noch nicht genügend vermeidbare Umstände zu erörtern haben, die die Genauigkeit derartiger Beobachtungen bis zu einem gewissen Grade beeinträchtigen und deren störender Einfluß nur zum Teile durch Vermehrung der Zahl solcher Serienaufnahmen ausgeglichen werden kann. Immerhin erhielt ich mit diesen Methoden wenigstens auf einen Teil der mich beschäftigenden Fragen Antwort.)

Im Menschenauge zeigten die photographischen Aufnahmen bei ziemlich lichtstarkem Spektrum das Maximum der Pupillenverengerung in der Gegend des Gelb bis Grüngelb. Die Unterschiede zwischen der Pupillenweite im Gelb und jener im Grüngelb waren bei der getroffenen Anordnung meist gering oder nicht sicher nachweisbar; im gelblichen Grün und Grün war die Pupille in der Regel wieder etwas weiter als im Gelb und Grüngelb. Die Pupille einer von mir öfter untersuchten jungen Katze zeigte in den photographischen Aufnahmen kein wesentlich anderes Verhalten als die menschliche, auch sie fand ich in der Regel im Gelb und Grüngelb am engsten. Auch bei einem albinotischen Kaninchen erhielt ich im allgemeinen ähnliche relative Werte, möchte aber auf sie bei den geringen absoluten Differenzen der hier wenig ausgiebig reagierenden Pupille nicht viel Gewicht legen.

Weitere Versuche stellte ich beim Menschen und der Katze in der Weise an, daß ich ein Auge (bei verdecktem zweiten) an verschiedene Stellen eines mäßig lichtstarken horizontalen Spektrums brachte bezw. aus einem spektralen Lichte rasch in ein anderes verschob und dabei das Pupillenspiel mit der Lupe in geeigneter Weise verfolgte. Das Gelbrot des Spektrums hatte hier wie dort merkliche Verengerung der im Dunkeln ziemlich weiten Pupille zur Folge, bei Verschiebung von Gelbrot zu Gelb wurde sie deutlich noch enger. Bei Uebergang von Gelb zu Grün konnte ich keine weitere Verengerung, oft geringe Erweiterung wahrnehmen, während umgekehrt bei raschem Verschieben vom Grün nach Gelb meist deutliche, wenn auch geringe Verengerung nachweisbar war. Im Blaugrün und Blau wurde die Pupille stets deutlich weiter, als sie im Gelb gewesen war.

Zur Untersuchung des Pupillenspieles mit roten und blauen Glaslichtern bediente ich mich einer photometrischen Vorrichtung, die, ähnlich wie die in Fig. 6a (p. 56) abgebildete, im wesentlichen aus zwei aneinander grenzenden tunnelartigen Röhren besteht, in deren jeder eine 500-kerzige Nernstlampe verschieblich ist. Das vordere Ende der einen Röhre ist durch ein frei blaues, das der anderen durch ein frei rotes Glas (Blaufilter bezw. Rotfilter) bedeckt, die Lichtstärke eines jeden der beiden Reizlichter kann durch Verschieben der zugehörigen Lampe innerhalb ziemlich weiter Grenzen beliebig variiert werden. Ich verschob nun zunächst die Lampen so lange, bis die beiden farbigen Lichter für mein Auge angenähert gleichen pupillomotorischen Reizwert hatten (was ich auf entoptischem Wege feststellte). Brachte ich nun eine Katze in

Digitized by Google

passender Weise vor den Apparat und bestrahlte die in den Pausen zwischen den einzelnen Versuchen dunkel gehaltenen Augen abwechselnd mit dem roten und mit dem blauen Lichte, so fand ich auch hier die durchschnittliche Pupillenverengerung bei der Rotbestrahlung ähnlich jener bei der Blaubestrahlung. Also auch bei diesen Versuchen hatten vorwiegend langwellige Lichter für die Katzenpupille jedenfalls keinen sehr wesentlich kleineren motorischen Reizwert als ceteris paribus für die menschliche.

Selbstverständlich ist aus den mitgeteilten Versuchen nicht etwa zu schließen, daß die motorischen Reizwerte der verschiedenen farbigen Strahlungen für die Augen der untersuchten Tiere genau mit jenen für das normale Menschenauge übereinstimmen. Wohl aber zeigt die Aehnlichkeit der Ergebnisse bei meinen Versuchen, daß die relativen Reizwerte in den hier wesentlichen Punkten für Menschen und Katze ähnliche sein dürften: wir finden sie in charakteristischer Weise von den Reizwerten für den rotblinden (relativ blausichtigen rotgrünblinden) und für den total farbenblinden Menschen verschieden, soweit uns diese durch die Untersuchungen von SACHS und die sie bestätigenden von ABELSDORFF bekannt sind. Insoweit würden also meine Befunde der Annahme entsprechen, daß auch für die hier untersuchten Säuger die verschiedenen farbigen Lichter keine sehr wesentlich anderen Helligkeitswerte haben dürften, als für den normalen farbentüchtigen Menschen. Angesichts der Schwierigkeiten, bei den fraglichen Versuchen zu ganz einwandfreien Ergebnissen zu kommen, sowie des Umstandes, daß ich bei Untersuchung mehrerer Katzen mit farbigen Glaslichtern in der geschilderten Weise nicht immer ganz übereinstimmende Resultate erhielt, möchte ich aber hinsichtlich der in Rede stehenden Pupillenversuche mit einem endgiltigen Urteile noch zurückhalten; ich gedenke auf die einschlägigen Fragen bald zurückzukommen.

(Ueber die Ergebnisse, die ich mit den hier geschilderten Methoden bei Vögeln, Reptilien und Cephalopoden erhielt, vgl. p. 16, 31 und 124.)

Die Wirkung spektraler Lichter auf die Pupillen der Säugetiere war bisher nicht systematisch verfolgt worden. Von Versuchen mit farbigen Glaslichtern lag eine (durch BEER [1900] mitgeteilte) Beobachtung von SACHS (1894) vor, der an der Katzenpupille Ueberempfindlichkeit für Blau und Unterempfindlichkeit für Rot, dagegen das Pupillenspiel des Hundes jenem des normalen Menschen ähnlich fand. Auch ABELSDORFF (1907) bestrahlte Hunde- und Katzenaugen abwechselnd mit Lichtern, die durch rote oder blaue Gläser gegangen waren: „die Hundepupille reagierte wie die des farbentüchtigen Menschen, während die Katzenpupille eine der des Eulenauges analoge gesteigerte Empfindlichkeit für blaue Lichter zeigte. Die bei diesen Versuchen benützten roten und blauen Gläser erschienen einem total farbenblinden Menschen gleich hell, dennoch rief das Blau bei der Katze deutlich stärkere Pupillenverengerung hervor als das Rot. ABELSDORFF meint, „daß dieser Unterschied zwischen Hunde- und Katzenauge nicht auf physikalischen Ursachen, etwa der verschiedenen Reflexion der Lichtstrahlen am Tapetum beruhe", ist vielmehr geneigt, die Ueberempfindlichkeit dieser Nachttiere für blaue Lichter auf die Beschaffenheit der perzipierenden Elemente selbst, den Reichtum der Netzhaut an Stäbchen, zurückzuführen; er betont aber, daß er zu einer solchen Schlußfolgerung „den Adaptationszustand seiner Tiere mehr hätte berücksichtigen müssen, was leider versäumt wurde".

Digitized by Google

Auf das Ergebnis aller derartigen Versuche kann die Netzhautstelle, die jeweils belichtet wird, von großem Einflusse sein; ganz abgesehen davon, daß wir über die relative pupillomotorische Erregbarkeit der verschiedenen Teile der Katzen- und Hunderetina noch keine Kenntnisse besitzen, ist es wohl auch aus rein physikalischen Gründen nicht gleichgültig, ob das Licht vorwiegend auf tapetumhaltige oder auf tapetumfreie Partien fällt. Die Schwierigkeit, bei Tieren jedesmal genügend gleichwertige Netzhautpartien zu reizen, bildet eines der vielen Hindernisse bei den einschlägigen Beobachtungen.

Bei systematischen Spektrumversuchen am Menschenauge hatte ABELSDORFF das Maximum der pupillomotorischen Wirkung für Helladaptation bei 600 μμ, für Dunkeladaptation bei 540 μμ gefunden; die Kurve der motorischen Reizwerte entsprach auch hier jener der Helligkeitswerte.

B. Vögel.

Farbensinn und Adaptation bei Tagvögeln.

Ueber Lichtsinn und Farbensinn der Vögel stellte ich größere Beobachtungsreihen zunächst an Tagvögeln, vorwiegend Hühnern und Tauben, an, für die ich fand, daß sie bei Aufnahme ihrer Nahrung in den fraglichen Versuchen ausschließlich durch das Auge geleitet werden: selbst ausgehungerte Hühner picken im Dunkeln meist nicht, auch wenn der Boden ihres Käfigs mit Futterkörnern bedeckt ist.

Zu Versuchen am Spektrum diente eine der vorher (p. 5) besprochenen ähnliche Anordnung. Als Futter benützte ich Weizenkörner und, bei Versuchen, bei welchen die gelbliche Eigenfarbe dieser stören konnte, weiße, gekochte Reiskörner. Setzt man Hühner vor

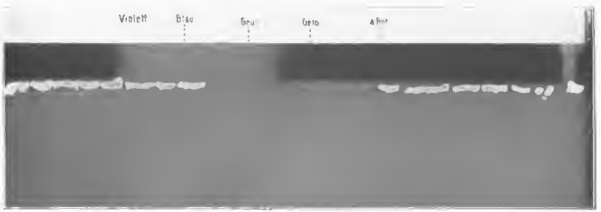


Fig. 1. Reiskörner, von den Strahlen eines Spektrums belichtet, werden von einem Huhn vom äußersten Rot bis etwa zur Mitte zwischen Blau und Grün gepickt.

eine mattschwarze Fläche, auf der solche Körner im Spektrum ausgestreut sind, so picken sie in der Regel zuerst die orangefarbigen und die roten so weit, als diese für uns sichtbar sind, danach die gelben und grünen, zum Teile auch die blaugrünen; dagegen lassen sie die grünblauen, blauen und violetten Körner unberührt, die für unser Auge noch deutlich sichtbar sind und uns ziemlich hell erscheinen.

Fig. 1 zeigt die photographische Aufnahme einer solchen Körnerreihe, nachdem das Tier aufgehört hatte, zu picken. Ueber den Reiskörnern war ein Kartonstreif angebracht, auf dem ich die für uns wichtigsten Stellen des Spektrums ver-

Digitized by Google

zeichnet hatte. *a.R* bezeichnet die Stelle des äußersten Rot (= Grenze des Spektrums am langwelligen Ende für unser Auge), *G*, *Gr* und *B* die Stelle des reinen Gelb (ungefähr 580—575 μμ), bzw. Grün (ca. 515—510 μμ) und Blau (ca. 480—475 μμ). Das Huhn pickte also die Körner etwa bis zur Mitte zwischen dem reinen Grün und dem reinen Blau des Spektrums. Die Körner im Ultrarot waren für mich ebenso wie für das Huhn unsichtbar, während jene im Grünblau, Blau und Violett, die das Huhn nicht sah, für mich noch deutlich sichtbar waren.

Für lange dunkeladaptierte Hühner ist die Pickgrenze im Spektrum im allgemeinen etwas mehr nach dem Blau zu gelegen, doch pflegen blaue und violette Körner auch von solchen Tieren nicht genommen zu werden. Werden gut dunkeladaptierte Hühner vor ein genügend lichtschwaches, für unser gut dunkeladaptiertes Auge ganz oder nahezu farbloses Spektrum gesetzt, so picken sie jetzt vorwiegend oder ausschließlich in einem Bezirke, der ein wenig nach dem langwelligen Ende von der für uns hellsten Stelle des Spektrums gelegen ist und ungefähr der Gegend des Gelb und Orangegelb entspricht.

Die geschilderten Versuche stellte ich auch bei erst 48 Stunden alten Hühnchen an. Sie pickten die im lichtstarken Spektrum ausgestreuten Hirsekörner in ähnlichem oder gleichem Umfange, wie die erwachsenen Tiere, und zeigten auch im lichtschwachen Spektrum nach längerer Dunkeladaptation gleiches Verhalten wie jene. Daraus folgt die interessante Tatsache, daß bei Hühnern die fraglichen Vorgänge im Sehorgan schon so bald nach dem Auskriechen im wesentlichen die gleichen sind, wie beim erwachsenen Tiere.

Die Taube verhielt sich in allen hier wesentlichen Punkten ähnlich wie das Huhn. Von anderen Tagvögeln sei das Verhalten des Turmfalken (*Falco tinnunculus*) kurz besprochen. Auch er wird bei der Nahrungsaufnahme in unseren Versuchen ausschließlich durch das Gesicht geleitet: Ich setzte ein junges Tier vor eine schräge schwarze Fläche, auf der ein Stück Fleisch lag; die Lichtquelle befand sich oben hinter dem Kopfe des Tieres, so daß das Fleisch gut belichtet war, solange der Falke ruhig saß. Er reckte augenblicklich den Kopf vorwärts, um es mit dem Schnabel zu fassen, dadurch kam dasselbe in den Schatten des Kopfes und wurde für den Vogel unsichtbar: sofort zog er den Kopf zurück, obschon der Schnabel nur noch etwa 1 cm weit vom Fleische entfernt war; durch das Zurückziehen des Kopfes wurde letzteres wieder für ihn sichtbar, und er fuhr von neuem darauf los; so bewegte er fast wie ein Automat den Kopf viele Male hintereinander vor und zurück, ohne das Fleisch zu fassen.

Das Spektrum ist für den Falken am kurzwelligen Ende in ähnlicher Weise verkürzt, wie für Hühner und Tauben. Gut dunkeladaptierte Falken, vor ein genügend lichtschwaches, für uns angenähert farbloses Spektrum gebracht, fahren stets auf Fleischstücke los, die an die für uns hellste Stelle gebracht werden; verschiebt man das Fleisch von da nach dem kurzwelligen Ende, so schnappen sie nicht mehr, wohl aber zuweilen noch, wenn das Fleisch eine kleine Strecke weit von der für uns hellsten Stelle nach dem langwelligen Ende zu bewegt wird.

Den Ergebnissen der Untersuchung der Vögel mit homogenen Lichtern entsprechen die mit farbigen Glaslichtern erhaltenen in allen hier wesentlichen Punkten. Meine Versuchsanordnung machte

Digitized by Google

möglich, daß auf dem Boden, auf dem die Tiere untersucht wurden, zwei ungefähr quadratische Felder von etwa 10 cm Seitenlänge erschienen, die in der Mitte in scharfer Grenze aneinander stießen. Helligkeit und Verhüllung („Sättigung") beider Felder konnten innerhalb ziemlich weiter Grenzen kontinuierlich variiert werden, so daß bald ein frei dunkelblaues Feld neben einem mehr oder weniger mit Weiß verhüllten roten erschien, bald ein frei rotes neben einem mehr oder weniger mit Weiß verhüllten blauen.

Ich konnte auf diese Weise leicht die Tiere bei sehr verschiedenen Lichtstärken und Färbungen des Futters untersuchen, indem ich etwa weißes Fleisch (für Falken) auf dunklem Grunde bewegte oder weißliche Getreidekörner auf einem passend ausgebreiteten schwarzen Tuche ausstreute.

In einer ersten Versuchsreihe mit der geschilderten Vorrichtung ermittelte ich, welchen Einfluß Verschiedenheiten der Helligkeit, in der die (uns angenähert farblos erscheinenden) Körner von uns gesehen werden, auf das Picken der Hühner haben. Sowie der Helligkeitsunterschied zwischen beiden Feldern eine gewisse, im allgemeinen, insbesondere bei relativ geringer Lichtstärke beider Teile, nicht eben beträchtliche Größe zeigt, fangen die Tiere regelmäßig in dem für unser Auge helleren Felde zu picken an; sind hier alle Körner aufgepickt, so wenden sie sich nach dem weniger hellen Felde und picken auch hier, sofern die Lichtstärke dieser Körner überhaupt zur Wahrnehmung genügt. Die hier gefundenen Grenzen des Pickens stimmen im allgemeinen mit jenen für unsere eigenen, in gleichem Adaptationszustande befindlichen Augen angenähert überein. Wenn die Helligkeit der Körner des dunkleren Feldes eine relativ beträchtliche, aber noch wesentlich geringere ist, als die des anderen, so werden auch jetzt in der Regel die Körner des helleren Feldes zuerst gepickt. Das Ergebnis ist für die Beurteilung der Versuche mit homogenen Lichtern insofern von Bedeutung, als es zeigt, daß die Helligkeit, in der die Körner gesehen werden, wesentlich mitbestimmend ist für den Ort, wo das Tier zu picken anfängt.

Von den zahlreichen Versuchen, die ich mit farbigen Glaslichtern in der geschilderten Weise anstellte, seien nur die wichtigsten kurz mitgeteilt: Wenn die eine Hälfte der Fläche unserem Auge dunkelrot, die andere hellblau erscheint, so picken die hell- oder kurz dunkeladaptierten Tiere fast ausnahmslos zunächst die Körner in der roten Hälfte; erst wenn diese vollständig aufgepickt sind, wenden sie sich zur hellblauen Hälfte und picken hier in der Regel anfangs weniger schnell und sicher. Durch passende Aenderung der Lichtstärke des Blau erreicht man leicht, daß die Hühner ausschließlich die roten Körner picken, dagegen die blauen dauernd unberührt lassen; dies ist auch dann der Fall, wenn uns die Körner der roten Hälfte tief dunkelrot erscheinen und nur eben noch sichtbar sind, während jene der blauen für unser kurz dunkeladaptiertes Auge deutlich, zum Teile beträchtlich heller und leichter sichtbar sind.

Dem Einwande, daß die Tiere die blauen Körner zwar sehen, aber etwa aus Abneigung gegen die blaue Farbe nicht pickten, ist leicht zu begegnen, indem man das Blau lichtstärker macht: die für uns sehr hell blauen Körner werden ohne weiteres gepickt, ebenso auch solche, die mit geeigneten blauen Farblösungen gefärbt sind.

Digitized by Google

Auch bei diesen Versuchen ist der Adaptationszustand des Huhnauges von Wichtigkeit. Ich habe bei passender Wahl der blauen Lichter oft gesehen, daß ein eben aus dem Hellen kommendes Tier nur die roten Körner pickte, aber nach etwa 5—10 Minuten Dunkelaufenthalt auch die blauen. Macht man das Blau etwas dunkler, so beginnt das Tier auch nach länger dauerndem Dunkelaufenthalte nicht mehr im Blau zu picken, obschon für uns die blauen Körner hell und deutlich sind.

Weitere Versuche mit andersfarbigen Gläsern hatten ein dem geschilderten entsprechendes Ergebnis.

In jeder Beziehung gleiche Resultate erhielt ich bei Untersuchung eines Truthahnes, der vor eine solche zur Hälfte mit roten, zur Hälfte mit blauen Körnern bedeckte dunkle Fläche gesetzt wurde. Wählte ich statt der schwarzen eine weiße Fläche, so daß ein helles, leuchtend rotes neben einem hell blauen Felde sichtbar war, auf dem die Körner lagen, so pickte das Tier im roten wie im blauen Felde. Irgendwelche Anhaltspunkte für die verbreitete, auch von Bauer (1910) vertretene Laienmeinung, daß das rote Licht den Truthahn „reize", ergaben meine Versuche nicht. (Mikroskopisch ist die Truthahnnetzhaut jener des Huhnes sehr ähnlich.)

Hell adaptierte Falken schnappten sofort nach dem im roten Glaslichte bewegten Fleische, hörten aber auf, wenn das Fleisch über die Grenze in das für uns viel hellere Blau kam. Selbst nach Dunkeladaptation von 20 Stunden und mehr nahmen die Falken nur das im Rot liegende Fleisch, sofern das Blau nicht sehr hell gemacht wurde. Im wesentlichen ähnliche Ergebnisse wie beim Falken erhielt ich bei einem jungen Bussard (*Buteo vulgaris*).

Adaptative Aenderungen im Vogelauge.

Die mitgeteilten Versuche lassen schon erkennen, daß unsere Tagvögel, entgegen der herrschenden Meinung, einer deutlichen Zunahme der Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation fähig sind. Im Hinblicke auf die große prinzipielle Wichtigkeit dieser Frage bemühte ich mich in zahlreichen Versuchsreihen, den Umfang dieser adaptativen Aenderungen messend zu bestimmen (1907/08).

Wenn man den $^1/_2$—1 Tag ausgehungerten Hühnern im Hellen Körner vorwirft, so picken sie bei allmählicher Abnahme der Belichtung zunächst noch mit großer Sicherheit und Gleichmäßigkeit. Wird aber die Belichtung mäßig rasch bis zu einer gewissen Grenze herabgesetzt, so hören sie mit dem Picken auf.

Zahlreiche Versuchsreihen zeigten mir übereinstimmend, daß diese Grenze der Belichtungsstärke bei sonst gleichen Bedingungen und gleichem Adaptationszustande eine überraschend gleichmäßige ist (s. unten). Damit ist prinzipiell die Möglichkeit gegeben, durch Versuche bei verschieden lange hell bezw. dunkel gehaltenen Tieren einen Aufschluß über ihre Adaptationsfähigkeit zu bekommen.

Die Versuchsanordnung war im allgemeinen folgende: Die Beobachtungen wurden in einem Dunkelzimmer mit mattschwarzen Wänden angestellt, die Belichtungsänderung erfolgte bei einem Teile der Versuche durch ein mit Mattglasscheibe versehenes Auberтsches Diaphragma, dessen Größe mittels Mikrometerschraube meßbar variiert werden konnte, bei anderen Versuchen mit Hilfe von Irisblenden. (Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.) Die vergleichenden Bestimmungen des Umfanges der Dunkeladaptation nahm ich stets unter möglichst gleichen Adaptationsbedingungen für die Hühner und für mein eigenes Auge vor.

Digitized by Google

Der Gang der Untersuchung möge an zwei Beispielen kurz erläutert werden Die Zahlen geben die Seitenlängen des AUBERTschen Diaphragmas bezw. die Durchmesser der Irisblende in Millimetern wieder; meist wurden mehrere Einzelbestimmungen unter sonst gleichen Bedingungen vorgenommen, sämtliche so erhaltenen Zahlen sind in der Reihenfolge verzeichnet, in der die Versuche angestellt wurden.

I. Nachdem ich mich einige Zeit mit dem Huhne in dem gleichen hellen Raume aufgehalten hatte, komme ich zugleich mit dem Versuchstiere in das Dunkelzimmer, dessen AUBERTsche Blende auf 45 mm steht. Die Körner sind für mich gut sichtbar, das Huhn beginnt sofort zu picken. Die Blende wird nun mäßig schnell verkleinert.

Die Körner hören für mich auf sichtbar zu sein bei 20 mm. Das Huhn hört auf zu picken bei 21 mm[1]).

Das Zimmer wird nun für 5 Minuten vollständig verdunkelt, hierauf durch allmähliches Erweitern der Blende der Beginn der Sichtbarkeit bezw. des Pickens bei zunehmender Belichtung bestimmt: für mein Auge zu 9 mm, für das Huhn zu 9 mm.

Die Lichtstärke wird nun etwas erhöht und durch nachfolgende Verkleinerung wiederum das Aufhören der Sichtbarkeit der Körner für mich bestimmt zu 11, 10 mm. Das Huhn hört auf zu picken bei 13 mm.

Nun wird wiederum das Zimmer für 10 Minuten verdunkelt, und die Versuche werden dann in gleicher Weise wie vorher wiederholt.

Die Körner fangen bei zunehmender Belichtung an, für mich sichtbar zu werden bei: $4^1/_2$, $4^1/_2$, 4 mm; sie hören bei abnehmender Belichtung auf, sichtbar zu sein bei: $5^1/_2$, 5, 4, 4 mm.

Das Huhn fängt bei zunehmender Belichtung an, zu picken bei: 5, 6 mm; es hört bei abnehmender Belichtung auf, zu picken bei: $4^1/_2$, 4 mm.

II. Zwei helladaptierte albinotische Tauben kommen gleichzeitig mit mir ins Dunkelzimmer. Bei Verkleinerung des AUBERTschen Diaphragmas hören die Tiere auf, zu picken bei: $14^1/_2$, $16^1/_2$, 14 mm. Für mich liegt die Grenze der Sichtbarkeit der Körner (extrafoveal) bei: 15, 15 mm.

(Bei anderen Versuchen solcher Art lag die Pickgrenze für die Tauben um einige Millimeter höher als die Sichtbarkeitsgrenze für mich.)

Die Versuche werden nun an dem Apparate mit Irisblende fortgesetzt. Nach 10 Minuten Dunkeladaptation hören die Tiere auf, zu picken bei: (13, 5,) $8^1/_2$, 6, 8, 8 mm.

Für mich liegt nach gleich langer Dunkeladaptation die Grenze der Sichtbarkeit der Körner bei: $7^1/_2$, 7, 8 mm.

Ich bleibe nun mit den beiden Tieren 20 Minuten im völlig dunklen Raume. Danach ist die Pickgrenze für die Tauben bei: 2, $1^1/_2$, $1^1/_2$, 2 mm. Für mich ist die Grenze der Sichtbarkeit der Körner (extrafoveal) bei: $3^1/_2$, $3^1/_2$, $3^1/_2$ mm. (Foveal konnte ich selbst bei $9^1/_2$ und 12 mm die Körner noch nicht sicher sehen.)

Aus meinen Versuchen geht hervor, daß gut dunkeladaptierte Hühner bei beträchtlich geringeren Lichtstärken picken als helladaptierte. Die Pickgrenze ist für sie im allgemeinen nicht oder nur um ein Unbedeutendes höher als die extrafoveale Sichtbarkeitsgrenze der Körner für ein 1—2 Stunden dunkeladaptiertes menschliches Auge. Die Tiere picken dann also Körner, die dem hell- oder kurz dunkeladaptierten Menschenauge noch unsichtbar sind.

---

1) Bei anderen Versuchsreihen wurde öfter wahrgenommen, daß die Pickgrenze für das helladaptierte Huhn um einige Millimeter höher lag als die Sichtbarkeitsgrenze für mich bei gleichem Adaptationszustande.

Digitized by Google

Der große Unterschied in der Sichtbarkeit der Körner für hell- und für dunkeladaptierte Vögel kommt bei dem folgenden Versuche hübsch zum Ausdrucke, bei dem ein Auge eines Huhnes gut dunkel, das andere hell adaptiert wird: Streut man auf einem mattschwarzen, gleichmäßig schwach belichteten Tuche etwa Weizenkörner so aus, daß sie eine lange Linie bilden, so pickt ein beiderseits gut dunkeladaptiertes Huhn, das man vor die Mitte dieser Linie setzt, sofort in angenähert gleicher Weise nach rechts und nach links der Linie entlang. Belichtet man nun das eine Auge des Tieres etwa $^1/_2$—1 Minute lang genügend stark, während man das andere möglichst vor Licht schützt, so pickt das rasch wieder vor die Mitte einer solchen Futterlinie gesetzte Huhn jetzt stets nur nach der Seite des dunkeladaptierten Auges. Hat es die Körner dieser Hälfte alle genommen, so bleibt es ruhig stehen oder beginnt zu scharren, wie es zu tun pflegt, wenn es keine Körner mehr sieht. Die auf der Seite des helladaptierten Auges liegenden Körner läßt es unberührt, bis es etwa eine Kopfbewegung macht, durch die sie in das Gesichtsfeld des dunkeladaptierten kommen.

Adaptationsversuche am Falken und Bussard lehrten, daß diese, wenn die Belichtung in der geschilderten Weise abnimmt, zunächst schlechter sehen als der Mensch unter gleichen Bedingungen der Belichtung und Adaptation. Die Zunahme der Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation geht bei ihnen wohl etwas langsamer vor sich als bei uns; ihr Gesamtumfang, soweit er in unseren Versuchen zum Ausdrucke kommt, ist anscheinend nicht viel kleiner als jener im menschlichen Auge.

Farbensinn und Adaptation bei Nachtvögeln.

Weitere Versuchsreihen aus den neuen Gesichtspunkten stellte ich bei Nachtvögeln an, vorwiegend bei Ohreulen, Steinkäuzen und Waldkäuzen.

Bringt man eine Ohreule, die mehrere Stunden im Sonnenlichte gesessen hatte, vor das auf einer schrägen, mattschwarzen Fläche entworfene, mäßig lichtstarke Spektrum, in dem an langen, schwarzen Drähten weißliche Fleischstücke bewegt werden, so schnappt sie sofort nach dem Fleische, wenn dies im Rot, Gelb, Grün oder Blaugrün des Spektrums sichtbar gemacht wird. Am langwelligen Ende reicht das Spektrum für sie angenähert ebenso weit wie für uns, die Ohreule schnappt nach dem Fleische, sobald dieses im äußersten Rot eben für uns sichtbar wird. Am kurzwelligen Ende sieht das helladaptierte Tier das Spektrum weiter als die Tagvögel, wird aber im Blau und Violett unsicher oder hört wohl auch ganz auf, nach hier bewegtem Fleische zu schnappen. Somit scheint das Spektrum für die helladaptierte Ohreule am kurzwelligen Ende deutlich, wenn auch verhältnismäßig weniger verkürzt als für die Tagvögel; längere Zeit dunkeladaptierte Ohreulen schnappen auch im Blau und Violett nach dem bewegten Fleische. Im genügend lichtschwachen Spektrum schnappen sie im allgemeinen nur an den für mein dunkeladaptiertes Auge hellsten Stellen; die nach dem langwelligen Ende gelegenen, weniger hellen Fleischstücke wurden in der Regel nicht genommen, wohl aber öfters noch solche, die ein wenig nach dem kurzwelligen Ende von der für mich hellsten Stelle lagen. Die für die dunkeladaptierten Ohreulen hellste Stelle im lichtschwachen Spektrum fällt also mit jener für unser unter gleichen

Digitized by Google

Bedingungen sehendes Auge annähernd zusammen, jedenfalls kann sie nur um ein Unbedeutendes nach dem kurzwelligen Ende von dieser verschoben sein.

Zu Untersuchungen über die Dunkeladaptation der Nachtvögel stellte ich in der Regel einen Glaskäfig mit vertikaler, mattschwarzer Rückwand in passendem Abstande von der AUBERTschen Blende auf und bewegte die weißlichen Fleischstücke vor dem schwarzen Grunde.

Die Beobachtungen bei stark herabgesetzter Lichtstärke waren hier schwieriger als mit Hühnern, bei welchen ich vielfach nach dem Gehör feststellen konnte, wann sie zu picken aufhörten. Daher verfuhr ich bei den Eulen meist so, daß ich an meine Hand einen mattschwarzen Tuchhandschuh zog, der den Zeigefinger frei ließ, und auf die Fingerkuppe kleine Fleischstücke legte, die ich vor dem Kopfe des Tieres bewegte. Auch bei diesen Versuchen schnappten die Tiere im allgemeinen nur dann nach dem Fleische, wenn sie es sahen, und ich konnte die Schnappgrenze einigermaßen nach dem Gefühle ermitteln. Unter gleichen Bedingungen stellte ich die Grenze der Sichtbarkeit des bewegten Fingers für mein Auge fest.

Ein Protokoll möge die Einzelheiten eines derartigen Versuches erläutern.

Bei 2 Ohreulen, die 6 Stunden im hellen Sonnenlichte gesessen hatten, wurde von 5 zu 5 Minuten die Schnappgrenze bestimmt, dazwischen war das Zimmer ziemlich vollständig verdunkelt.

Zeit nach Eintritt ins Dunkle	Sichtbarkeitsgrenze für mein Auge	Schnappgrenze für die beiden Ohreulen	
		I	II
5 Minuten	30 mm	schnappt nicht bei 33 mm	schnappt bei 33 mm nicht bei 30 „
10 „	16 „	schnappt bei 21 mm unsicher	schnappt bei 18 mm nicht bei 15 „
15 „	8 „	Grenze bei 15 mm	Grenze zwischen 12 und 14 mm
20 „	8 „	Grenze zwischen 13 und 14 mm	Grenze bei 12 mm
25 „	7½ „	Grenze zwischen 12 und 13 mm	Grenze zwischen 9 und 10 mm
30 „	7½ „	Grenze zwischen 10 und 11 mm	Grenze bei 8 mm

Diese wie alle meine anderen Versuche zeigen, daß auch nach mehrstündigem Aufenthalte an der Sonne die Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation bei den Ohreulen in der ersten halben Stunde rasch zu beträchtlicher Höhe ansteigt, danach verhältnismäßig nicht mehr viel zunimmt. Der Gesamtumfang der Dunkeladaptation scheint, soweit unsere Versuche ein Urteil gestatten, nicht viel größer zu sein, als jener im menschlichen Auge.

Ueber das Pupillenspiel der Vögel.

In weiteren Versuchsreihen untersuchte ich die Wirkung farbiger Lichter auf die Pupillenweite der Tag- und der Nachtvögel bei verschiedenen Adaptationszuständen. Zunächst ging ich meist in der folgenden Weise vor: das genügend breite und lichtstarke Spektrum einer Bogenlampe wurde auf einem großen, mattschwarzen Schirme entworfen, in dem an passender Stelle ein

Digitized by Google

rechteckiger, mittels Schiebers leicht zu verdeckender Ausschnitt von 8 mm Breite und 3 cm Höhe angebracht war, durch den also immer nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Strahlen des Spektrums treten konnte.

In einer ersten Versuchsreihe wurden Schirm und Auge jeweils so verschoben, daß die verschiedenen farbigen Lichter der Reihe nach auf letzteres fielen; ich beobachtete die bei plötzlicher Belichtung mit diesen eintretende Pupillenverengerung. In anderen Versuchsreihen blieben der Schirm mit dem Ausschnitte und das Auge unbewegt, und es wurde die Farbe des durch ersteren tretenden Lichtes durch kleine rasche Verschiebungen einer passend aufgestellten Linse geändert; hier ermittelte ich also nicht die bei Belichtung des vorher verdunkelt gewesenen Auges eintretende Pupillenänderung, sondern jene bei Wechsel der Farbe des das Auge beständig treffenden Lichtes. Indem ich die Spaltbreite und den Abstand, in dem die Untersuchung erfolgte, vielfach änderte, konnten die Versuche bei sehr verschiedenen Lichtstärken der Reizlichter vorgenommen werden.

Diese Beobachtungen erweiterte ich später durch solche mittels der oben erwähnten photographischen Methode, die gestattete, den Einfluß der verschiedenen farbigen Lichter auf die Pupille in Momentaufnahmen festzuhalten und, indem diese bei passender Vergrößerung ausgemessen wurden, noch kleinere Unterschiede sicher festzustellen als das zuerst benutzte Verfahren.

Trotzdem die Vogeliris auf Licht beträchtlich rascher reagiert als die menschliche, war doch die Dauer meines Blitzlichtes kurz genug zur Erzielung scharfer Pupillenbilder. Die Ergebnisse zahlreicher solcher Serienaufnahmen stimmten in allen wesentlichen Punkten untereinander und mit den Ergebnissen der vorher benutzten Methoden überein. Es ergab sich im wesentlichen folgendes:

Am dunkeladaptierten Auge der Tagvögel (Hühner, Tauben, weiße Dohlen) ruft das äußerste Rot des Spektrums nur geringe Pupillenverengerung hervor, gegen das Orange zu wird diese ausgiebiger und ist im rötlichen Gelb und Gelb am stärksten. Im Grüngelb nimmt sie oft schon etwas ab, die Abnahme ist hier um so deutlicher, je weniger weit die Dunkeladaptation vorgeschritten ist; bei sehr ausgiebiger Dunkeladaptation ist der Unterschied zwischen der Verengerung im Grüngelb und jener im Rotgelb oft sehr geringfügig, nie fand ich sie im Grüngelb stärker als im Rotgelb. Bei gut dunkeladaptierten Tagvögeln ist die Reaktion im Grün und Blau noch deutlich, aber schwächer als im Gelb und Rotgelb.

Bei dunkeladaptierten Nachtvögeln bewirkt das äußerste Rot des Spektrums geringe Verengerung, diese nimmt nach dem Orange hin deutlich zu, doch konnte ich leicht ein Gelbrot finden, das bei der dunkeladaptierten Taube deutliche Verengerung hervorrief, aber noch ohne Wirkung auf die Pupille der dunkeladaptierten Ohreule war. Die Pupillenverengerung nimmt im Gelb zu und wird im Gelbgrün noch ausgiebiger; hier und im Grün ist sie am stärksten. Im Blau und Violett, wo die direkte Beobachtung des Pupillenspieles ziemlich schwierig wird, sah ich noch Verengerung eintreten, die aber deutlich geringer war als im Grün.

Einige Zahlen mögen das Gesagte erläutern. Für 3 Tauben erhielt ich bei solchen Serienaufnahmen (an den um das 8-Fache vergrößerten Pupillen) folgende Werte:

Digitized by Google

No.	Rot (nahe dem langwelligen Spektrumende)	Orange	Gelb	Gelb-grün	Grün	Grün-blau	Blau	Violett
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
I	41	31,5	31,5	34	34,5	38	38	41
II	33,6	30,8	28	35	—	—	—	—
III	37,44	—	34,84	36,4	—	—	—	—

Bei einer jungen Ohreule maß die 8-fach vergrößerte Pupille im

Rotgelb	Gelbgrün	Grün	Blaugrün	Violett
60,72 mm	56,32 mm	47,5 mm	53,68 mm	58,96 mm

Andere Serien ergaben im wesentlichen ähnliche oder die gleichen relativen Werte.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Kurve der pupillomotorischen Reizwerte für Tagvögel (Huhn und Taube) ihr Maximum in der Gegend des rötlichen Gelb bis Gelb hat. Sie fällt von hier nach beiden Enden allmählich ab, nach dem kurzwelligen um so steiler, je weniger weit die Dunkeladaptation vorgeschritten ist. Für das dunkeladaptierte Auge der Nachtvögel liegt das Maximum im Gelbgrün bis Grün und fällt nach dem kurzwelligen Ende langsamer ab. Sie ist hier der Kurve der weißen Valenzen Herings und der Sachsschen motorischen Valenzkurve für das dunkeladaptierte normale Menschenauge ähnlicher. Durch Vorsetzen eines passend gefärbten rötlichgelben Glases vor das Nachtvogelauge kann dessen motorische Valenzkurve jener für die Tagvögel insofern ähnlich gemacht werden, als jetzt auch für Nachtvögel das Maximum des motorischen Reizwertes im Rotgelb bis Gelb liegt und die Kurve nach dem kurzwelligen Ende verhältnismäßig rasch abfällt.

Bei den photographischen Aufnahmen der Ohreulenpupillen im Blau und Violett des Spektrums ist folgendes zu berücksichtigen: Die Linsen dieser Tiere sehen im auffallenden Tageslicht oft graulich aus, auch wenn sie im durchfallenden klar erscheinen. Dieser graue Reflex ist z. B. so stark, daß bei meinen Blitzlichtaufnahmen die Pupille (im Positivabzuge) heller erschien, als die gelbe Iris. Es scheint, daß hier Fluoreszenz der Linse mit im Spiele sein kann, die wesentlich durch die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen des Spektrums hervorgerufen wird. Doch fand ich bei sehr jungen Eulen die Linse, auch am frisch eröffneten Auge, insbesondere in ihren mittleren Teilen im durchfallenden (auch im homogenen gelben oder roten) Lichte trübe, grau. Dieser Schimmer kann also nicht durch Fluoreszenz bedingt sein. Die einschlägigen Verhältnisse bedürfen noch weiterer Untersuchung.

Bestrahlt man mit dem Lichte einer Bogenlampe, vor der sich ein für ultraviolette Strahlen gut durchlässiges Blauviolglas befindet, ein Ohreulenauge, so sieht man die Pupille in einem bestimmten grauen Tone. Wird nun noch eine nahezu farblose (bezw. nur schwach gelbliche) Schwerstflintglasplatte, die die ultravioletten Strahlen zum größten Teile zurückhält, vor die Lichtquelle geschoben, so erscheint das Pupillargebiet etwas dunkler grau, und die Pupille wird etwas weiter, bei Wegziehen der Schwerstflintglasplatte wird es wieder heller grau, und die Pupille verengt sich deutlich. Da die blauen Strahlen durch das Schwerstflintglas nur in sehr geringem Maße absorbiert werden, so macht der Versuch wahrscheinlich, daß die Aenderungen

Digitized by Google

der Pupillenweite hier wenigstens zum Teile auf einer Mehrung bezw. Minderung der Fluoreszenz der Linse durch die größeren bezw. geringeren Mengen ultravioletten Lichtes beruhen. (Eine Wirkung solcher auch durch Vermittelung der Netzhaut ist natürlich nicht ausgeschlossen, kommt aber wohl erst in zweiter Linie in Betracht, da die ultravioletten Strahlen in der Linse zu einem großen Teile zurückgehalten werden.)

Es ist nach dem Gesagten nicht ausgeschlossen, daß in den blauen bezw. violetten Strahlen des Spektrums, soweit auch diese Fluoreszenz der Linse hervorzurufen vermögen, die Pupille eben hierdurch etwas enger werden kann, als es ohne solche Fluoreszenz der Fall wäre; die motorische Valenzkurve für solche Eulenaugen würde infolge davon am kurzwelligen Ende langsamer absinken, als es in Augen mit weniger starker Fluoreszenz der Linse der Fall wäre. (Gelegentlich, aber keineswegs regelmäßig sah ich an den Augen sehr junger Eulen bei Belichtung mit ultraviolettreichem Lichte an der Pupille fortgesetzt lebhafte Zuckungen auftreten, die bei Vorschieben des Schwerstflintglases mehr oder weniger vollständig schwanden, nach Wegziehen desselben wieder lebhaft einsetzten.) —

Untersuchungen über die pupillomotorische Wirkung spektraler Lichter auf das Vogelauge waren bisher nicht vorgenommen worden. Versuche mit farbigen Glaslichtern hatte ABELSDORFF (1900) an den Augen von Haustauben und Steinkäuzen bezw. Ohreulen angestellt. Er fand bei abwechselnder Bestrahlung mit gleich hellem Blau und Rot bei der Taube Pupillenverengerung im Rot, bei den Nachtvögeln dagegen im Blau. Letzteres war nicht nur dann der Fall, wenn das Blau einem total farbenblinden Menschen heller erschien als das Rot, sondern auch dann, wenn durch Uebereinanderlegen mehrerer blauer Scheiben für diesen das Blau mit dem Rot gleich hell gemacht wurde. ABELSDORFF bringt diese relative Ueberwertigkeit blauer Strahlungen mit dem Mangel stärker gefärbter Oelkugeln und des Maculapigmentes in der Eulennetzhaut in Zusammenhang.

Bei meinen photographischen Beobachtungen mußte ich mich auf dunkeladaptierte Vögel beschränken, da die Helladaptation das Pupillenspiel der von mir untersuchten Arten störend beeinflußte: Tagvögel wie Nachtvögel, die einige Stunden in einem genügend hellen Raume oder etwa im Freien an der Sonne gesessen hatten, zeigen, ins Dunkle gebracht, selbst in ziemlich lichtstarken Spektren zunächst keine Spur von Pupillenverengerung, die Pupille ist für solche Lichter weit und starr, die mit dem Lidschlage synergische Pupillenreaktion aber sehr deutlich vorhanden. Belichtung mit genügend hellem Tageslichte ruft zwar in solchen helladaptierten Augen deutliche Verengerung hervor, doch fand ich bei helladaptierten Käuzchen selbst das für mein Auge sehr helle Licht eines elektrischen Augenspiegels in der ersten Zeit nach Eintritt ins Dunkle noch ohne Wirkung auf die Pupille. Ist nur ein Auge des Vogels helladaptiert, das andere durch Verbinden dunkeladaptiert, so ist bei Bestrahlung mit den fraglichen Lichtern die Pupille des ersteren starr, während die andere lebhaft reagiert. Blieben die Tiere nun einige Zeit im Dunkeln, so zeigte sich der erste Beginn der Belichtungsreaktion bei den Nachtvögeln später als bei den Tagvögeln: bei ersteren war, wenn sie an der Sonne gesessen hatten und dann ins Dunkle kamen, selbst nach $^1/_2$ Stunde noch keine Reaktion bei Bestrahlung mit meinen homogenen Lichtern

Digitized by Google

zu erzielen, während bei verschiedenen Tagvögeln eine solche in der Regel schon nach wenigen Minuten deutlich, wenn auch zunächst noch nicht sehr ausgiebig war.

Wurde ein durch viele Stunden dunkel gehaltener Nachtvogel, dessen Pupille bei Bestrahlung mit den fraglichen spektralen Lichtern sich deutlich verengte, für 10 Sekunden an das Sonnenlicht gebracht, so war danach bei Bestrahlung mit den gleichen Lichtern im Dunkelzimmer die Pupille starr, zeigte aber schon nach kürzerem Dunkelaufenthalte wieder Beginn der Reaktion. Bei einer Ohreule, die ich nach langem Dunkelaufenthalte 50 Sekunden lang an das helle Sonnenlicht hielt, war die Pupille für meine spektralen Lichter nach etwa 20 Minuten noch starr, nach 50 Minuten reagierte sie lebhaft.

Auch bei Tagvögeln, insbesondere bei albinotischen Tauben, kann eine kurze Helladaptation genügen, um das Pupillenspiel auf Lichteinfall für einige Zeit wesentlich abzuschwächen. Nach Belichtung während $^1/_2$—1 Minute ist es bei Hühnern und Tauben zuweilen ganz aufgehoben, kehrt aber bei Dunkelaufenthalt bald, zunächst in geringem Umfange, zurück. Bei einem gut dunkeladaptierten Mäusebussard, dessen Pupille sich im Grün meines Spektrums lebhaft verengte, blieb, nachdem ich ihn 50 Sekunden an die helle Sonne gehalten hatte, die Reaktion in dem gleichen grünen Lichte für ca. $^1/_2$ Stunde vollständig aus.

Indem ich nun die Helladaptation meiner Vögel passend abstufte, konnte ich es dahin bringen, daß ihre Pupillen nur durch Strahlen aus einem bestimmten Bezirke des Spektrums verengt wurden, in den übrigen Lichtern des gleichen Spektrums aber starr blieben. Ich fand so, daß an den Augen der Nachtvögel das Grün oft deutliche Verengerung hervorruft in einem Stadium, wo das Blau und Rotgelb des gleichen Spektrums fast ohne Wirkung auf die Pupille ist; dagegen trat in den Augen passend adaptierter Tagvögel die erste wahrnehmbare Pupillenverengerung stets im Rotgelb bis Gelb auf und war hier oft schon deutlich, während sie im Grün des gleichen Spektrums noch unmerklich war.

Auf die Bedeutung dieser Pupillenbefunde für die Frage nach den pupillomotorischen Reflexbahnen wird im zweiten Abschnitte einzugehen sein. —

Mehrfach ist versucht worden, über die uns beschäftigenden Fragen nach dem Sehen der Tiere durch das Studium der Aktionsströme Aufschluß zu erhalten. Bei Tagvögeln und bei Reptilien haben solche Versuche genügend verwertbare Resultate nicht ergeben; bei Schildkröten konnte NAGEL (1902) bei starker Belichtung mit elektrischer Glühbirne nur äußerst schwache Aktionsströme wahrnehmen, Hühner sollten einer durch Zunahme der Aktionsströme gekennzeichneten Empfindlichkeitasteigerung durch Dunkelaufenthalt nur in minimalem Maße fähig sein. Das schwache Dämmerlicht des Beobachtungsraumes bei den Versuchen von HIMSTEDT und NAGEL (1902) bewirkte „beim Frosch eine recht deutliche, bei der Eule eine sehr starke, beim Huhn gar keine Schwankung des Dunkelstromes". PIPER (1905) fand bei Untersuchung des elektromotorischen Verhaltens der Netzhäute für Tagvögel die stärkste Wirkung bei 600 μμ, für Nachtvögel bei 540 μμ.

Digitized by Google

Einige Folgerungen, die sich für die Lehre vom Sehen der Vögel aus den mitgeteilten Befunden ergeben.

Die von mir gefundenen Tatsachen über Sehen und Pupillarreaktion der Vögel werden am einfachsten verständlich durch die Annahme, daß der durch die farbigen Strahlungen ausgelöste Prozeß im perzipierenden Apparate des Huhnauges ein ähnlicher oder der gleiche ist, wie im normalen Menschenauge. Die Unterschiede, die wir in den hier in Betracht kommenden Punkten zwischen dem Verhalten des Huhnauges und dem des menschlichen finden, sind wesentlich kleiner, als z. B. der Unterschied zwischen einem normalen und einem total farbenblinden oder einem rotgrünblinden Auge mit Verkürzung des Spektrums am langwelligen Ende (= relativ blausichtigen Rotgrünblinden): Untersuchte ich gleichzeitig einen solchen und ein Huhn, so pickte letzteres in der Nähe des langwelligen Spektrumendes noch Körner, die für jenen rotgrünblinden Menschen nicht sichtbar waren.

Dagegen würde sich ein relativ gelbsichtiges rotgrünblindes Huhn bei den Pickversuchen (wie auch hinsichtlich seiner Pupillenreaktion) ähnlich verhalten, wie die Hühner in meinen Versuchen. Wenn es auch wenig wahrscheinlich war, daß Hühner rotgrünblind seien, schien es doch wünschenswert, zur Entscheidung auch dieser Frage weitere Methoden auszuarbeiten: Es gelang mir, Hühner mit einem Verfahren zu untersuchen, das im wesentlichen der für das Menschenauge viel benützten SEEBECK-HOLMGRENschen Wollprobe entspricht. Diese besteht bekanntlich darin, daß man dem zu Untersuchenden aus einer größeren Menge verschiedenfarbiger Wollbündel z. B. ein für uns leicht gelblich rotes vorlegt und ihn auffordert, von den anderen Bündeln die ihm ähnlich erscheinenden auszusuchen und zu dem ersteren zu legen. Während der Normale nur vorwiegend rote Bündel auswählt, wird der Rotgrünblinde auch für uns braune und gelblichgrüne Bündel zu jenen gelblichroten legen. Der zu Untersuchende braucht bei solchem Vorgehen keine Auskunft darüber zu geben, wie ihm die vorgelegten Farben erscheinen, wir erfahren, ohne daß er ein Wort spricht, ob er farbentüchtig oder rotgrünblind ist.

KATZ und RÉVÉSZ zeigten (1908), daß Hühner, vor eine schwarze Fläche gebracht, auf der etwa Reiskörner aufgeklebt und Weizenkörner lose aufgestreut werden, rasch lernen, daß nur das Picken nach letzteren für sie von Erfolg ist. Sie stellen daher das Picken nach den Reiskörnern bald ein; auch wenn diese jetzt nur lose ausgestreut werden, lassen sie sie unberührt. Die Autoren machten mit dieser „Klebemethode" eine Reihe psychologischer Beobachtungen und gaben auch an, das Verfahren könne, bei Benützung gefärbter Futterkörner, zur Untersuchung des Farbensinnes bei Hühnern dienen. Aber gerade die in dieser Richtung von ihnen angestellten Versuche können, wie das Folgende zeigt, über den Farbensinn der Hühner keinerlei Aufschluß geben.

Sie schreiben bei Schilderung ihrer Versuche mit gefärbtem Reis: „Wir stellten mit jeder Farbe (rot, blau, grün) farbige Reiskörner in verschiedenen Sättigungsstufen her (1, 2, 3, ...): Nach den angestellten Versuchen unterscheidet ein Huhn beispielsweise Rot_3 von Rot_5, $Blau_2$ von $Blau_5$, $Grün_3$ von $Grün_5$, sowie Rot_5, $Blau_5$, $Grün_2$ von Weiß. Von Graunuancen, die wir uns durch Färben der Reiskörner mit Tusche hergestellt hatten, wurden unterschieden: $Grau_4$ von $Grau_5$, $Grau_3$ von $Grau_5$, $Grau_2$ von Weiß.

Digitized by Google

Zum Vergleich mit der Unterschiedsempfindlichkeit des menschlichen Auges sei gesagt, daß wir beispielsweise einzelne Körner von den Nuancen Rot_3, $Grün_2$, $Blau_2$ und $Grau_2$ eben noch von weißen Reiskörnern unterscheiden konnten, mit denen sie vermischt waren."

Der Umstand, daß das Huhn bei den angeführten Versuchen die verschieden gefärbten Reiskörner unterscheidet, beweist nicht, daß es Farben wahrnimmt, worauf es uns hier allein ankommt. Denn auch ein Huhn mit den Sehqualitäten eines total farbenblinden Menschen wird bei den angeführten Versuchen die Körner nach ihrer verschiedenen Helligkeit leicht unterscheiden und, wenn es gewöhnt worden war, die weißen Körner liegen zu lassen, die für uns blauen, grünen und roten nur deshalb picken, weil sie ihm (mehr oder weniger dunkel) grau erscheinen.

Um Hühner nach dem Prinzip der SEEBECK-HOLMGRENschen Wollprobe mit farbigem Futter zu untersuchen, färbte ich große Mengen von Reiskörnern in geeigneter Weise mit verschiedenen Pigmenten. Ich klebte dann auf eine mattschwarze Fläche gelblichrote Körner und streute dazwischen die verschiedenen grünen und grauen aus. Das Huhn ließ schon bald sämtliche vorwiegend roten Körner liegen, auch wenn diese zwischen den andersfarbigen nur lose ausgestreut wurden. Brachte ich das Tier im Dunkelzimmer vor eine Reihe nicht aufgeklebter, auf mattschwarzer Unterlage ausgestreuter weißer Reiskörner, die ich durch die Strahlen des Spektrums gefärbt hatte, so ließ es auch hier die gelbroten und roten unberührt. Gleichzeitig mit dem Huhn untersuchte ich einen sogenannten Grünblinden (= relativ gelbsichtigen Rotgrünblinden), dem ich von den verschieden gefärbten Reiskörnern gelblichund bläulichrote vorlegte; ließ ich ihn aus der bunten Menge der übrigen Körner die ihm ähnlich erscheinenden aussuchen, so legte er gelblichgrüne mit den gelblichroten, blaßblaue mit den bläulichroten zusammen usw. Für diesen Rotgrünblinden waren also verschieden gefärbte Körner ähnlich oder gleich, die das Huhn mit voller Sicherheit unterschied.

Nur für ein Auge mit den Sehqualitäten eines normalen Menschen haben die verschieden roten Körner das gemeinsame Merkmal der vorwiegenden Rötlichkeit; meine Versuche schließen die Möglichkeit einer Rotgrünblindheit bei den untersuchten Hühnern aus und bilden eine neue Stütze für die Richtigkeit meiner Auffassung, daß ihre Sehqualitäten jenen des normalen Menschen ähnlich oder gleich sein dürften.

Bekanntlich sind 3—4 Proz. aller Männer rotgrünblind. Auf dem hier eingeschlagenen Wege könnte unschwer durch Untersuchung einer größeren Zahl von Hühnern (bezw. Hähnen) festgestellt werden, ob auch bei diesen Tieren partielle Farbenblindheit vorkommt. Sollte dies der Fall sein, so wäre damit auch ein einfacher Weg gegeben, der Frage nach etwaigen anatomischen Eigentümlichkeiten solcher farbenblinder Augen näher zu treten. —

Allen von mir untersuchten Vogelarten gemeinsam ist die Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen Ende; am ausgesprochensten finden wir diese bei Tagvögeln, wo sie bis in die Gegend des Blaugrün reicht; sie ist bedingt durch die farbigen Oelkugeln, die in der Vogelnetzhaut zwischen Außen- und Innenglied der

Digitized by Google

Zapfen eingelagert sind. Eine ähnliche, aber noch höhergradige Verkürzung konnte ich bei Schildkröten nachweisen; die Verschiedenheiten im Grade der Verkürzung entsprechen den Verschiedenheiten der vorwiegenden Färbung der Oelkugeln (s. u.). Bei Nachtvögeln finden wir die meisten Oelkugeln durchschnittlich nur verhältnismäßig schwach gelb bis braun gefärbt, und dementsprechend ist hier das Spektrum weniger verkürzt als bei Tagvögeln.

Von der Verschiedenheit der Färbung der Oelkugeln geben die auf Taf. I zusammengestellten, nach Flächenpräparaten frischer Netzhäute ausgeführten Bilder eine Vorstellung. Figur a zeigt die farbigen Oelkugeln in dem beim Picken vorwiegend in Betracht kommenden hinteren oberen Netzhautabschnitte des Huhnes; Figur b zeigt die Oelkugeln einer jungen Ohreule, Figur c und d jene einer Taube (mit dem Zeichnenapparat nach Gefrierschnitten aufgenommen), Figur e die einer Schildkröte (vgl. p. 35). (Die Färbungen der Oelkugeln sind möglichst getreu wiedergegeben; die mir bekannten Abbildungen derselben in früheren Abhandlungen sind zum Teile unzutreffend.)

Die fraglichen Verschiedenheiten zwischen Tagvogel- und Schildkrötenaugen lassen sich nach einer später (s. p. 30) zu beschreibenden Methode sogar bis zu einem gewissen Grade messend bestimmen. Hier genüge die Angabe, daß bei Bestrahlung von weißen Körnern auf schwarzem Grunde mit dem durch ein Grünfilter gefärbten Lichte einer Glühlampe die Hühner die Körner erst bei dem 9—16-fachen jener Lichtstärke sehen, bei welcher sie für mein Auge an der Grenze der Sichtbarkeit sind.

Sämtliche bisher von mir gefundenen Tatsachen weisen darauf hin, daß die untersuchten Tagvögel die Welt der Farben ungefähr so sehen, wie wir, wenn wir unsere Augen mit rotgelben Gläsern bewaffnen. Ich habe wiederholt Spektrumversuche, wie die oben geschilderten, an meinen eigenen Augen angestellt, nachdem ich sie mit passenden rotgelben Gläsern versehen hatte. Die Grenze des Spektrums am langwelligen Ende wird dadurch nicht merklich beeinflußt, während am kurzwelligen eine Verkürzung eintritt, die bei passender Wahl der Gläser jener für das Tagvogelauge ähnlich oder gleich ist, d. h. ich sehe dann die im Spektrum ausgestreuten Körner nur etwa ebenso weit, wie das Huhn sie pickt.

Die mitgeteilten Tatsachen stehen zu verschiedenen, zunächst anscheinend weit ab liegenden Problemen in Beziehung, von welchen einige hier kurz berührt werden mögen.

Die Frage nach der Färbung des Gefieders der Vögel wird man auf Grund unserer Befunde aus neuen Gesichtspunkten in Angriff nehmen können: Wir haben uns daran gewöhnt, die prächtigen Farben vieler Vogelarten als Schmuckfarben für die Artgenossen zu betrachten; eine solche Annahme setzt voraus, daß letztere die Farben ähnlich (oder ganz) so wahrnehmen wie wir. Wir wissen jetzt, daß dies nur zum Teile zutrifft. Für die Vögel mit stärker verkürztem Spektrum wird nach unseren Untersuchungen Blau und Violett als Schmuckfarbe kaum in Betracht kommen, was für die Hühner ja im allgemeinen zutrifft.

Es wird von Interesse sein, Vögel mit leuchtend blauem Gefieder in der von mir vorgeschlagenen Weise zu untersuchen: Zeigen diese

Digitized by Google

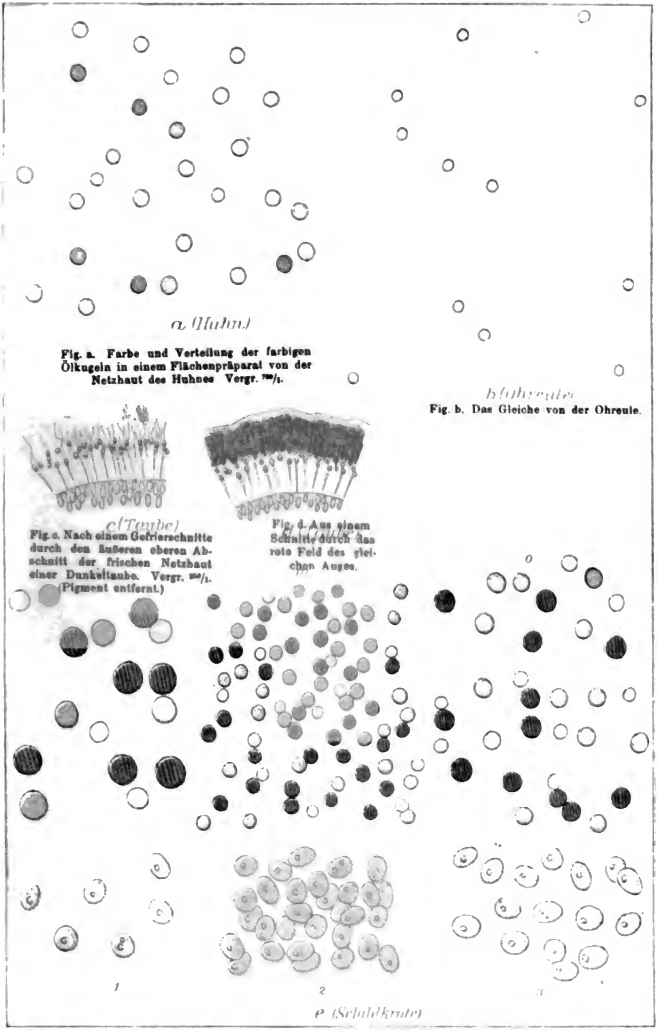


Fig. a. Farbe und Verteilung der farbigen Ölkugeln in einem Flächenpräparat von der Netzhaut des Huhnes Vergr. $^{700}/_{1}$.

Fig. b. Das Gleiche von der Ohreule.

Fig. c. Nach einem Gefrierschnitte durch den äußeren oberen Abschnitt der frischen Netzhaut einer Dunkeltaube. Vergr. $^{350}/_{1}$. (Pigment entfernt.)

Fig. d. Aus einem Schnitte durch das rote Feld des gleichen Auges.

Fig. e. Die obere Hälfte der Figur zeigt Farbe und Verteilung der Ölkugeln in der unteren (*u*), mittleren (*m*) und oberen (*o*) Partie des Flächenpräparates einer Schildkrötennetzhaut. (Cyclemis palustr.). Vergr. $^{700}/_{1}$. Die untere Hälfte zeigt die an dem gleichen Präparat bei etwas anderer Einstellung des Tubus sichtbaren äußeren Körner in den entsprechenden Netzhautabschnitten.

Digitized by Google

Zapfen eingelagert sind. Eine ähnliche, aber noch höhergradige Verkürzung konnte ich bei Schildkröten nachweisen; die Verschiedenheiten im Grade der Verkürzung entsprechen den Verschiedenheiten der vorwiegenden Färbung der Oelkugeln (s. u.). Bei Nachtvögeln finden wir die meisten Oelkugeln durchschnittlich nur verhältnismäßig schwach gelb bis braun gefärbt, und dementsprechend ist hier das Spektrum weniger verkürzt als bei Tagvögeln.

Von der Verschiedenheit der Färbung der Oelkugeln geben die auf Taf. I zusammengestellten, nach Flächenpräparaten frischer Netzhäute ausgeführten Bilder eine Vorstellung. Figur a zeigt die farbigen Oelkugeln in dem beim Picken vorwiegend in Betracht kommenden hinteren oberen Netzhautabschnitte des Huhnes; Figur b zeigt die Oelkugeln einer jungen Ohreule, Figur c und d jene einer Taube (mit dem Zeichnenapparat nach Gefrierschnitten aufgenommen), Figur e die einer Schildkröte (vgl. p. 35). (Die Färbungen der Oelkugeln sind möglichst getreu wiedergegeben; die mir bekannten Abbildungen derselben in früheren Abhandlungen sind zum Teile unzutreffend.)

Die fraglichen Verschiedenheiten zwischen Tagvögel und Schildkrötenaugen lassen sich nach einer später (s. p. 30) zu beschreibenden Methode sogar bis zu einem gewissen Grade messend bestimmen. Hier genüge die Angabe, daß bei Bestrahlung von weißen Körnern auf schwarzem Grunde mit dem durch ein Grünfilter gefärbten Lichte einer Glühlampe die Hühner die Körner erst bei dem 9—16fachen jener Lichtstärke sehen, bei welcher sie für mein Auge an der Grenze der Sichtbarkeit sind.

Sämtliche bisher von mir gefundenen Tatsachen weisen darauf hin, daß die untersuchten Tagvögel die Welt der Farben ungefähr so sehen, wie wir, wenn unsere Augen mit rotgelben Gläsern bewaffnet. Ich habe weiter Versuche, wie die oben geschilderten, an meinen eigenen Augen angestellt, nachdem ich sie mit passenden rotgelben Gläsern versehen hatte. Die Grenze des Spektrums am langwelligen Ende wird dadurch nicht merklich beeinflußt, während am kurzwelligen eine Verkürzung eintritt, die bei passender Wahl der Gläser jener für das Tagvogelauge ähnlich oder gleich ist, d. h. ich sehe dann die im Spektrum ausgestreuten Körner nur etwa ebenso weit, wie das Huhn sie pickt.

Die mitgeteilten Tatsachen stehen zu verschiedenen, zunächst anscheinend weit ab liegenden Problemen in Beziehung, von welchen einige hier kurz berührt werden mögen.

Die Frage nach der Färbung des Gefieders der Vögel wird man auf Grund unserer Befunde aus neuen Gesichtspunkten in Angriff nehmen können: Wir haben uns daran gewöhnt, die prächtigen Farben vieler Vogelarten als Schmuckfarben für die Artgenossen zu betrachten; eine solche Annahme setzt voraus, daß letztere die Farben ähnlich (oder ganz) so wahrnehmen wie wir. Wir wissen jetzt, daß dies nur zum Teile zutrifft. Für die Vögel mit stärker verkürztem Spektrum wird nach unseren Untersuchungen Blau und Violett als Schmuckfarbe kaum in Betracht kommen, was für die Hühner ja im allgemeinen zutrifft.

Es wird von Interesse sein, Vögel mit leuchtend blauem Gefieder in der von mir vorgeschlagenen Weise zu untersuchen: Zeigen diese

Fig. a. Farbe und Verteilung der farbigen Oelkugeln in einem Flächenpräparat von der Netzhaut des Huhnes. Vergr. 700/1.

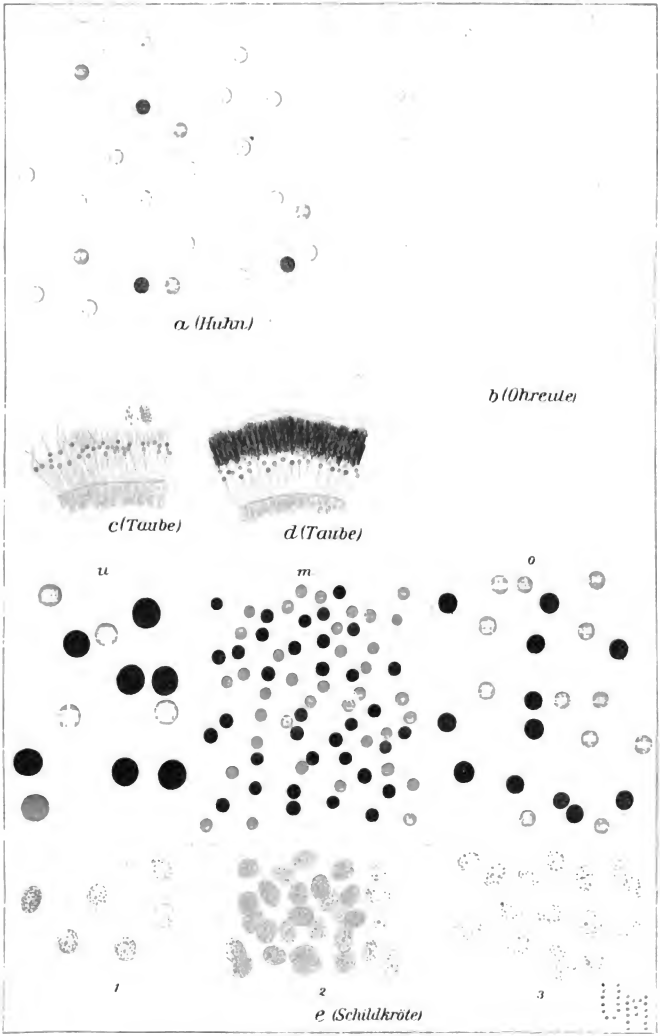
Fig. b. Das Gleiche von der Ohreule.

Fig. c. Nach einem Gefrierschnitte durch den äußeren oberen Abschnitt der frischen Netzhaut einer Dunkeltaube. Vergr. 700/1. (Figment entfernt.)

Fig. d. Aus einem Schnitte durch das rote Feld des gleichen Auges.

Fig. e. Die obere Hälfte der Figur zeigt Farbe und Verteilung der Ölkugeln in der unteren (u), mittleren (m) und oberen (o) Partie des Flächenpräparates einer Schildkrötennetzhaut. (Cyclemis palustr.). Vergr. 700/1. Die untere Hälfte zeigt die an dem gleichen Präparat bei etwas anderer Einstellung des Tubus sichtbaren äußeren Körner in den entsprechenden Netzhautabschnitten.

Digitized by Google



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

die gleiche Verkürzung des Spektrums bezw. gleich gefärbte Oelkugeln in ihrer Netzhaut wie die Hühner, so werden sie ein für uns leuchtendes Blau an ihren Artgenossen selbst bei heller Beleuchtung weniger schön, mehr schmutzig blaugrau sehen; bei etwas weniger hellem Lichte, bei dem wir aber noch immer ein schönes Blau sehen, wird dieses Vögeln mit verkürztem Spektrum nur als schwach bläuliches Grau bezw. reines Grau erscheinen. Ist aber das Blau ihres Gefieders wirklich als eine Schmuckfarbe aufzufassen, die den Artgenossen ähnlich oder gleich schön blau erscheint, wie uns, so ist zu erwarten, daß die von uns für die Hühner gefundene Verkürzung des Spektrums hier weniger ausgesprochen ist oder vollständig fehlt.

Aus solchen Gesichtspunkten ist vielleicht auch die Tatsache genauerer Untersuchung wert, daß, wenigstens in unseren Gegenden, die in der Natur vorkommenden Früchte, die den Tagvögeln zur Nahrung dienen und so verbreitet werden können, vorwiegend rote, rotgelbe und gelbe Farbe zeigen; die bei uns vorkommenden, für uns blauen Früchte sind, soweit ich übersehen kann, fast durchweg tief dunkel blau, fast schwarz und heben sich schon für unser Auge, in noch höherem Maße für Vogelaugen mit verkürztem Spektrum, mehr durch ihre Schwärzlichkeit als durch ihre Färbung von der Umgebung ab. Ein leuchtend helles Blau gehört bei den in Rede stehenden Früchten, soweit mir bekannt ist, zu den großen Seltenheiten.

Die Frage nach der Bedeutung der farbigen Oelkugeln in der Sauropsidennetzhaut ist nicht leicht zu beantworten. Nach meinen Beobachtungen an Vögeln schien mir zunächst die Vermutung am meisten für sich zu haben, daß die Zapfenaußenglieder durch die vorgelagerten farbigen Kugeln möglichst vor der Wirkung kurzwelligen Lichtes geschützt werden sollten, ähnlich, wie die empfindlichsten Teile der Netzhautmitte des Menschen durch das vorgelagerte gelbe Maculapigment geschützt werden. Mit dieser Annahme schien gut in Einklang zu stehen, daß die unter gewöhnlichen Lebensbedingungen verhältnismäßig viel weniger von hellem Lichte getroffenen Zapfen der Nachtvogelnetzhaut nur schwach gefärbte gelbe und braune Oelkugeln enthalten. Doch haben meine Untersuchungen an Schildkröten eine Reihe von Tatsachen aufgedeckt, für welche die angedeutete Vermutung keine befriedigende Erklärung gibt: Wir finden Zapfen mit gelben und roten Oelkugeln in der charakteristischen Anordnung auch bei Schildkröten mit ausgesprochen nächtlicher Lebensweise, und es ist hier insbesondere der Reichtum an roten Oelkugeln auffällig. Wenn wir eine Aufgabe der farbigen Oelkugeln im Schutze gegen Schädigung durch kurzwelliges Licht sehen, so könnte gefolgert werden, daß für einen großen Teil der Zapfen im Schildkrötenauge schon die dem Gelbgrün und Grün entsprechenden Strahlen des Spektrums schädigend wirken, die durch die Oelkugeln von jenen Zapfenaußengliedern mehr oder weniger vollständig zurückgehalten werden. Aber wir finden auf der anderen Seite in den Augen von Reptilien, die vorwiegend in heller Sonne munter sind, wie Eidechsen, nur schwach gelb gefärbte Oelkugeln, deren Färbung noch geringer ist, als die durchschnittliche Färbung der Oelkugeln bei Nachtvögeln.

Somit sind wir noch nicht in der Lage, eine erschöpfende Erklärung für die Färbung der Oelkugeln zu geben. Möglicherweise wirken letztere auch noch nach Art einer Kugellinse, indem sie den

Digitized by Google

durch Absorption bedingten Ausfall von Licht einigermaßen durch Konzentration der längerwelligen Strahlen auf die Außenglieder ausgleichen.

Was die Verbreitung der farbigen Oelkugeln in der Wirbeltierreihe angeht, so finden wir sie fast ausschließlich bei Reptilien und Vögeln; wohl sind auch bei Fischen und Amphibien ähnliche kugelige Gebilde beschrieben, doch ist ihre Färbung hier durchweg äußerst schwach oder fehlt ganz, so daß eine nennenswerte Absorption bestimmter farbiger Strahlungen in ihnen nicht erfolgt. (Für den Stör sind solche farblose Oelkugeln in den Zapfen schon von M. SCHULTZE [1872] beschrieben.) —

Von besonderem prinzipiellen Interesse sind die adaptativen Aenderungen im Tagvogelauge. Es galt bisher als feststehend, daß die Hühner einer Dunkeladaptation überhaupt nicht fähig seien; bezeichnet man doch vielfach die Hemeralopie oder Nachtblindheit des Menschen, d. i. jene Augenerkrankung, deren wichtigstes Symptom in der Unfähigkeit zur Anpassung an schwache Beleuchtung besteht, als „Hühnerblindheit". Diese aus Laienkreisen hervorgegangene Auffassung, die sich lediglich auf die Tatsache stützt, daß die Hühner bald nach Sonnenuntergang ihr Lager aufsuchen, hat auch in der Wissenschaft Eingang gefunden und bildet eine wesentliche Stütze der zuerst von PARINAUD aufgestellten Theorie der sogenannten Doppelnetzhaut („Zapfennetzhaut und Stäbchennetzhaut"). Diese Theorie nimmt bekanntlich an, daß adaptative Aenderungen des Sehorgans vorwiegend oder ausschließlich durch Aenderungen im Purpurgehalte der Stäbchen zustande kommen, dagegen die Zapfen purpurfrei und einer Dunkeladaptation wenig oder gar nicht fähig seien; der besondere Zapfenreichtum der Tagvogelnetzhäute schien mit ihrer angeblichen Adaptationsunfähigkeit gut in Einklang zu stehen.

Die Behauptung, daß die Hühner nachtblind seien, ist durch meine Untersuchungen widerlegt; es geht aus ihnen hervor, daß der Umfang der adaptativen Aenderungen in diesen zapfenreichen Netzhäuten nicht wesentlich kleiner ist als jener in den Stäbchen führenden Teilen des Menschenauges. Wir werden bei Besprechung des Lichtsinnes der Schildkröten sehen, daß auch an Augen, deren Netzhäute nach den übereinstimmenden Angaben aller Beobachter lediglich Zapfen führen, umfangreiche adaptative Aenderungen sich leicht nachweisen lassen. Damit ist auch die verbreitete Lehre von der angeblichen Adaptationsunfähigkeit der Zapfen endgültig widerlegt.

Die Aenderungen der Lichtempfindlichkeit durch Dunkeladaptation kommen bei unseren messenden Untersuchungen darin zum Ausdrucke, daß lange dunkel gehaltene Tagvögel die vor ihren Augen ausgestreuten Körner noch bei wesentlich geringerer Lichtstärke wahrnehmen, als helladaptierte. Eine Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen im Menschenauge zeigt sich auch darin, daß die Empfindlichkeitszunahme nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle zunächst ziemlich rasch, weiterhin immer langsamer erfolgt. Ferner geht schon aus meinen Versuchen mit homogenen und Glaslichtern hervor, daß die durch Aenderung des Adaptationszustandes bei abnehmender Belichtung bedingten Helligkeitsänderungen farbiger Lichter, die für das menschliche Auge unter dem Namen des PURKINJEschen Phänomens bekannt sind, bis zu einem gewissen Grade auch für die Augen der von uns untersuchten Tagvögel nachweisbar sind. Da im wesentlichen

Digitized by Google

Aehnliches auch für die stäbchenfreie Netzhaut der Schildkröte gilt, zeigen meine Beobachtungen zum ersten Male die Unhaltbarkeit der verbreiteten Annahme, nach welcher das PURKINJESche Phänomen nur durch adaptative Aenderungen in den Stäbchen bzw. in deren Purpurgehalt zustande kommen sollte.

Meine hier erwähnten Beobachtungen an Hühnern wurden später durch ähnliche (aber nur mit Pigmentlichtern angestellte) von KATZ und RÉVÉSZ bestätigt (1908). Im Anschlusse hieran machten sie auch Versuche über den Einfluß der Ermüdung durch farbige Lichter auf die Dunkeladaptation, indem sie Hühner vor den Pickversuchen längere Zeit in farbig bestrahlte Kästen brachten. Es ergab sich, entsprechend dem nach meinen früheren Versuchen zu Erwartenden, daß die Dunkeladaptation der Hühner durch Ermüdung mit den dort benützten farbigen Lichtern eine ähnliche Beeinflussung erfährt, wie jene des Menschenauges.

Vielfach ist in der Literatur von Lichtscheu bei Nachtvögeln die Rede; sie wird, z. B. von MAX SCHULTZE (1866), mit dem Stäbchenreichtum der Netzhaut dieser Tiere in Zusammenhang gebracht. Eine gewisse Verwirrung kann hier, wie mir scheint, dadurch hervorgerufen werden, daß man als „Lichtscheu" zweierlei verschiedene Zustände bezeichnet: einmal jenen, wo die Dämmerung von den Tieren bevorzugt wird, ohne daß mittlere oder starke Helligkeiten von ihnen störend empfunden werden. Dies wäre z. B. der Fall für solche Tierarten, die nur deshalb in der Dämmerung munter werden, weil sie dann der Gefahr von seiten tagliebender Feinde weniger ausgesetzt sind; wir sehen bekanntlich nicht selten, daß Nachtvögel, die einmal ausnahmsweise bei Tage fliegen, von anderen Vögeln verfolgt werden. Man hört oft sagen, die Nachtvögel seien bei Tage blind und deshalb so hilflos gegen ihre Verfolger; das Folgende zeigt, daß dies nicht richtig ist, sie vielmehr auch bei Tage vorzüglich sehen; vielleicht ist die Hilflosigkeit gegenüber ihren Feinden in dem angeführten Falle nur darauf zurückzuführen, daß sie, gewöhnlich nur bei Nacht fliegend, gewissermaßen nur aus Mangel an Erfahrung sich gegen einen ihnen ungewohnten Feind nicht recht zu verteidigen wissen.

Gewöhnlich versteht man aber unter Lichtscheu das Meiden mittlerer oder größerer Helligkeiten wegen der durch sie hervorgerufenen lästigen Empfindungen, welchen man sich durch Schließen der Lider, Wenden des Kopfes u. a. m. zu entziehen sucht. Diese Art von Lichtscheu hat man zum großen Teile mit einer „Stäbchenerregung" in Zusammenhang bringen und z. B. die bekannte Lichtscheu der total Farbenblinden mit der Annahme erklären wollen, daß in diesen Netzhäuten nur Stäbchen vorhanden seien. Eine solche Annahme steht aber unter anderem in Widerspruch mit der gleichzeitig vertretenen Meinung, die Stäbchen gäben selbst bei starker Reizung nur die Empfindung eines mäßig hellen Grau, und im hellen Lichte seien die Reizungseffekte der Zapfen in einem großen Uebergewichte. Hiernach müßten viel mehr als die angeblich nur mit Stäbchen sehenden Augen der total Farbenblinden die auch Zapfen führenden normalen lichtscheu sein.

Ueber das Sehen verschiedener Nachtvogelarten im Hellen und ihr Verhalten gegenüber größeren Lichtstärken habe ich unter anderem folgende Versuche angestellt: Bei gewöhnlichem Tageslichte ist die

Digitized by Google

Pupille des Steinkauzes ungefähr 5—6 mm weit, er hält die Augen weit geöffnet und sieht sofort in einiger Entfernung vorgehaltene Fleischstücke. Hielt ich solchen Tieren an einem sonnigen Wintertage um die Mittagszeit einen großen Planspiegel so vor, daß das Licht der der Sonne zunächst gelegenen Himmelsteile in ihre Augen fiel, so machten sie weder eine Bewegung mit dem Kopfe, durch die sie dem hellen Lichte leicht ausweichen konnten, noch irgendwelche Blinzelbewegung. (Im Dunkeln fand ich sie oft mit mehr oder weniger geschlossenen Lidern sitzen.) Auch bei jenen Versuchen im hellsten Lichte hatte ihre Pupille immer noch einen Durchmesser von $2^1/_2$—3 mm, während er für die meine unter gleichen Bedingungen weniger als 2 mm betrug; bei dem Versuche, das helle Himmelslicht in gleicher Weise in meine Augen zu spiegeln, hatte ich Mühe, die Lider nicht zu schließen.

Bei Waldkäuzen, die viele Stunden dunkel gesessen hatten, brachte ich plötzlich in der Nacht eine 25-kerzige Glühlampe dicht vor ihren offenen Augen zum Glühen; sie blieben unbeweglich sitzen, ohne auch nur zu blinzeln. Legte ich auf einen Spiegel, der das helle Himmelslicht in das Käuzchenauge warf, ein kleines Fleischstück, so sah das Tier es sofort und schnappte danach. Ohreulen, die 6 bis 7 Stunden an der Sonne gesessen hatten, sahen mich stets von weitem kommen und schnappten sofort nach vorgehaltenen kleinen Fleischstücken. Ein befreundeter Kollege teilte mir folgendes mit: Er hielt Nachtvögel in einem großen Käfig im Freien, etwa 100 m entfernt befand sich unter dem Dache eines Nachbarhauses die kleine Oeffnung eines Taubenschlages; die Eulen sahen sofort, wenn am hellen Tage eine Taube aus dem Schlage kam, und richteten ihre Köpfe nach ihr.

Nach allen diesen Versuchen ist es ausgeschlossen, daß die fraglichen Nachtvögel auch bei für uns blendend hellem Lichte schlecht sehen und durch solche Lichtstärken merklich belästigt werden.

Es ist angegeben worden, daß die durch helles Licht hervorgerufene „Blendung" dunkeladaptierter Menschenaugen durch starke Zersetzung von Sehpurpur in den Stäbchen zustande komme. Eine Stütze für diese Annahme glaubten Katz und Révész darin sehen zu können, daß bei den purpurarmen Hühnern nichts von Blendung wahrzunehmen ist, wenn sie nach längerem Dunkelaufenthalte ins Helle kommen. Ich selbst habe früher derartige Versuche bei Hühnern so ausgeführt, daß ich die dunkeladaptierten Tiere rasch auf einen großen, das helle Himmelslicht zurückwerfenden Spiegel setzte, auf den ich Weizenkörner ausgestreut hatte: ohne eine Spur von „Blendung" pickten sie sofort nach dem Futter. Daraus darf aber nicht geschlossen werden, daß die Blendung in stäbchenreichen Augen durch Sehpurpurzersetzung zustande kommen müsse; denn auch die Ohreulen, die ich nach vielstündigem Dunkelaufenthalte vor einen solchen das helle Himmelslicht zurückwerfenden Spiegel setzte, zeigten trotz ihrer verhältnismäßig weiten Pupillen und des großen Purpurreichtums ihrer Netzhäute nichts von Blendung.

Eine ausführliche Darstellung der Anatomie der Vogelnetzhaut gehört nicht an diese Stelle; ich beschränke mich auf die kurze Anführung einiger Tatsachen, die das Verständnis unserer Befunde erleichtern und mehrfache irrige Literaturangaben richtigstellen mögen.

Auch in den letzten Jahren begegnen wir noch der Angabe, daß bei Hühnern die Stäbchen vollständig fehlen und lediglich Zapfen

Digitized by Google

vorhanden seien, man spricht demgemäß von einer „Zapfennetzhaut" der Tagvögel. Diese Angabe ist irrig. Die Hühner- und Taubennetzhaut enthält stets auch Stäbchen; in den nach vorn und nach unten gelegenen Teilen sind solche sogar nicht eben spärlich. Dagegen finden sie sich in den hinten-oben gelegenen Netzhautpartien, die beim Picken vorwiegend in Betracht kommen, nur in sehr geringen Mengen; ob sie in einem mehr oder weniger großen Bezirke vollständig fehlen oder nur sehr spärlich vorhanden sind, ist noch nicht entschieden. Diese Partie hat infolge Vorwiegens der farbigen Oelkugeln eine schon makroskopisch sichtbare ausgesprochene Färbung, die bei Hühnern mehr gelb, bei Tauben mehr rötlich ist.

Ueber die Netzhaut der Nachtvögel finde ich die ersten Angaben bei Max Schultze (1866): „Die Eulen gleichen fast den Fledermäusen, in ihrer Retina sinken die Zapfen gänzlich zurück, während die Zahl der Stäbchen enorm zunimmt. In der Eulenretina kommen nur in ziemlich großen Zwischenräumen zerstreut Zapfen vor, und überdies drängen sich die Stäbchen mit ihren sehr langen Außengliedern so zusammen, daß sie schwer zu finden sind . . . Die wenigen Zapfen, welche die Eulen besitzen, sind mit blaßgelben oder farblosen Oelkugeln ausgerüstet." Demgegenüber gab W. Krause (1894) an, daß die Eule nicht weniger Zapfen habe als der Falke; er zählte 11897 Oeltropfen auf einem Quadratmillimeter Eulennetzhaut (*Athene noctua*). In neueren physiologischen Abhandlungen (Piper, 1905) begegnen wir aber der Angabe, daß die Augen der Nachtvögel der Zapfen „so gut wie vollständig" ermangeln, daß in ihnen „nur der Stäbchenapparat" vorhanden sei. Greeff (1900) endlich schreibt, bei den Eulen fänden sich „nur einige rudimentär ausgebildete Zapfen".

Bei so widersprechenden Angaben schien mir eine erneute Untersuchung der Frage unerläßlich. Ich fand in der Ohreulennetzhaut eine nicht unbeträchtliche Zahl vorwiegend gelber, daneben in geringerer Zahl brauner Oelkugeln, die etwas größer sind als die des Falken, daneben noch farblose oder schwach grünlich gefärbte Kugeln. In einem kreisförmigen Bezirke von 0,5 mm Durchmesser zählte ich ca. 1000 (gelbe und braune) Oelkugeln. Die ausgebreitete Netzhaut hatte einen mittleren Durchmesser von 17 mm. Da in allen von mir untersuchten Teilen der Netzhaut die Oelkugeln durchschnittlich angenähert gleich dicht lagen, so folgt, daß die Zahl der Zapfen in dieser Ohreulennetzhaut über 1 Million betrug. Für 2 Käuzchennetzhäute ergab eine entsprechende Schätzung ca. 2—2½ Millionen Zapfen mit gelben Kugeln. Die Dunkelnetzhäute solcher Nachtvögel zeigen frisch prachtvolle Purpurfärbung, nach dem Ausbleichen erscheinen sie makroskopisch so gut wie farblos. —

Heinrich Müller erbrachte (1852) durch seine berühmten Versuche mit der Gefäßschattenfigur den Beweis, daß wir als optischen Empfangsapparat die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut anzusehen haben. Die durch jene Versuche nicht entschiedene Frage, ob die Innen- oder die Außenglieder dieser Elemente den optischen Empfänger darstellen, ist seitdem Gegenstand vieler, zum Teil seltsamer Erörterungen gewesen. Van Genderen Stort (1884, vgl. 1887) zeigte, daß die Zapfeninnenglieder auch beim Vogel unter dem Einflusse des Lichtes sich verkürzen, und Engelmann fand durch Versuche mit farbigen Glaslichtern, daß hier mit sehr großer Wahrscheinlichkeit eine stärkere Wirksamkeit des kurzwelligen Lichtes bestehe; bezüglich dieser Zapfenkontraktion (die mehrfach mit der Farbenwahrnehmung

Digitized by Google

in Zusammenhang gebracht wurde) sei der Ort der primären Reizung jedenfalls nach innen von der Grenze zwischen Innen- und Außenglied gelegen.

Durch meine Versuche ist die strittige Frage endgültig dahin entschieden, daß die Außenglieder der Zapfen den optischen Empfangsapparat darstellen. Die farbigen Oelkugeln liegen zwischen Innen- und Außenglied derart gewissermaßen eingekeilt, daß zu letzterem lediglich das durch jene gefärbte Licht gelangen kann. Alle meine Versuche an Vögeln (zu welchen sich auch noch jene an Reptilien gesellen) zeigen, daß diese Tiere so sehen, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten den unsrigen ähnlich sind und ihrem optischen Empfangsapparate ein Farbfilter vorgelagert ist, dessen Färbung im großen und ganzen jener der fraglichen Oelkugeln entspricht.

C. Reptilien.

Auch über den Lichtsinn bei Reptilien lagen bisher keine Untersuchungen vor; ich brauche über meine Befunde (1910) hier nur kurz zu berichten, da in den wesentlichen Punkten weitgehende Aehnlichkeit mit dem Lichtsinne der Vögel besteht.

Meine ersten Untersuchungen stellte ich an Schildkröten an, und zwar bei folgenden Arten: *Emys orbicularis, Clemmys caspia, Chelodina longicollis, Chelydra serpentina, Chrysemys picta, Chrysemys ornata, Testudo polyphemus, Testudo graeca, Cinosternum pennsylvanicum, Cinosternum odoratum, Cinosternum clausum, Cistudo Carolina, Hydromedusa tectifera, Nicoria trijuga, Cyclemys (palustris?), Cyclemys trifasciata, Damonia Reevesii.* Von nahezu sämtlichen Arten untersuchte ich die Netzhäute auch mikroskopisch frisch und am gehärteten Präparat. Landschildkröten waren zu Fütterungsversuchen infolge ihrer Trägheit nicht zu verwenden, von den aquatilen Formen insbesondere *Clemmys caspia, Cinosternum pennsylvan.* und *Damonia* gut brauchbar. Auch von einer und derselben Art sind nicht alle Tiere gleich geeignet; ich suchte mir unter mehreren Exemplaren von jeder Art die jeweils lebhaftesten und wenigst scheuen aus.

Die Tiere, die sich in gewärmten Bassins längere Zeit genügend frisch hielten, wurden mit kleinen, an der Spitze eines feinen mattschwarzen Drahtes nahe vor ihrem Kopfe bewegten Fleischstückchen gefüttert; sie waren so gierig auf das Futter, daß sie sofort aus allen Teilen ihres Bassins auf das bewegte Fleisch zueilten, und zum Teile so zahm, daß sie auch außerhalb des Bassins nach dem Fleische schnappten. Bei unseren Versuchen wurden auch sie vorwiegend oder ausschließlich durch das Gesicht geleitet: bei genügender Herabsetzung der Belichtung hören sie nicht nur auf, mit dem Kopfe oder mit dem Körper dem nach rechts und links bewegten Fleischstücke zu folgen, sondern schnappen selbst dann nicht mehr nach ihm, wenn es dicht vor ihrer Schnauze bewegt wird.

Von meinen (an anderer Stelle ausführlicher beschriebenen) Versuchen sei hier nur einer als Beispiel angeführt: Ein großes, rechteckiges Bassin mit Spiegelglaswänden, in dem in einer etwa 5 cm hohen Wasserschicht 8—10 Schildkröten sich befanden, stellte ich so auf, daß die Strahlen eines Spektrums angenähert senkrecht durch die eine Wand fielen. Bewegte ich nun an der gegenüberliegenden Wand über dem Wasserspiegel weißes Fleisch (oder weiße Watte) so, daß die Tiere es im auffallenden Lichte auf dunklem Grunde sahen,

Digitized by Google

so eilten die meisten rasch darauf zu, wenn es im Rot oder Rotgelb bis Gelb bewegt wurde. Bei Bewegung im Grüngelb gingen die Tiere bei sehr lichtstarkem Spektrum im allgemeinen ihm auch noch nach, doch hatte ich stets den Eindruck, daß sie es hier schon weniger gut sahen als im Rot. Bewegte ich etwa zwei weiße Objekte nebeneinander so, daß das eine für uns dunkelrot, das andere grüngelb bis gelbgrün und deutlich heller erschien, so ging meist die Mehrzahl der Schildkröten nach dem uns dunkler und rot erscheinenden Objekte.

Wurde das weiße Objekt im Grün oder Blau des Spektrums bewegt, so war es selbst bei ziemlich großer Spaltbreite, und wenn es unserem Auge schön hell grün bezw. blau erschien, für die Schildkröten offenbar unsichtbar; auch wenn es dicht vor ihren Köpfen bewegt wurde, ließen sie es unbeachtet. Ueberraschend war die Aenderung des Verhaltens der Tiere, wenn ich das weiße Objekt abwechselnd aus dem Grün ins Rot und wieder zurück ins Grün bewegte: im ersten Falle recken die meisten Schildkröten sofort die Hälse weit danach vor, im letzteren hören sie augenblicklich mit ihren Bewegungen auf, bis das Objekt wieder ins Gelb oder ins Rot zurückgeführt wird.

Solche Beobachtungen mit homogenen Lichtern ergänzte ich vielfach durch Versuchsreihen mit farbigen Glaslichtern: Die Strahlen der Zeissschen Bogenlampe fielen im Dunkelzimmer durch einen passenden kleinen Ausschnitt in einem großen, vertikalen mattschwarzen Schirme auf das über den Tisch gebreitete mattschwarze Tuch; der Ausschnitt wurde abwechselnd durch blaue und rote Gläser verdeckt; um die Lichtstärke des Blau und Rot variieren zu können, benützte ich in Prismenform geschliffene Zeisssche Glaskeile. Je nachdem die der Kante oder der Basis näher gelegenen Teile der letzteren vor dem Ausschnitte lagen, erschien das bewegte Objekt (bei den meisten Versuchsreihen ein weißer Wattebausch) bald frei dunkelblau bezw. rot, bald in einem helleren und mehr mit Weiß verhüllten Blau bezw. Rot. Eine Schildkröte wurde nun zunächst mit dem Rücken gegen die Lichtquelle auf das schwarze Tuch gesetzt, während das bewegte Objekt uns tief dunkelrot erschien; sie schnappte lebhaft danach, aber sobald das blaue Glas vorgeschoben wurde, hielt sie inne und fing auch nachträglich nicht wieder an, nach dem blauen Objekte zu gehen. Begann ich umgekehrt den Versuch mit einem mir blau erscheinenden Wattebausch, von dem die Schildkröte nichts merkte, auch wenn ich ihn nahe vor ihren Augen bewegte, und wurde nun plötzlich der rote Glaskeil vorgeschoben, so daß mir das Objekt tief dunkelrot erschien, so reckte die Schildkröte augenblicklich den Hals danach und fing an zu schnappen.

Solche Versuche stellte ich auch mit möglichst weißem Fleische an, die Ergebnisse entsprachen durchaus den früheren; um zu zeigen, daß die Tiere die uns blau erscheinenden Objekte nicht etwa wegen der blauen Farbe verschmähen, bestrahlte ich solche Fleischstücke mit genügend lichtstarkem blauen Lichte, so daß es mir sehr hell blau erschien; die Schildkröte nahm jetzt sofort das „blaue" Fleisch, wie sie vorher ein für uns viel weniger helles „rotes" Fleisch genommen hatte.

Weiter ermittelte ich durch messende Versuche die relativen Reizwerte farbiger Lichter unter gleichen Bedingungen für Menschen, Huhn und Schildkröte.

Im Inneren eines 3 m langen, mit mattschwarzem Wollpapier ausgekleideten Tunnels mit quadratischem Querschnitte von ca. 15 cm Seitenlänge ist eine 50-kerzige

Digitized by Google

Glühlampe meßbar verschieblich. Das eine Ende des Tunnels ist geschlossen, am anderen ist eine mattweiße, mit Magnesiumoxyd überzogene Fläche unter einem Winkel von 45° zur Achse des Tunnels angebracht. Das von ihr diffus reflektierte Licht gelangt durch einen passenden Ausschnitt in der Tunnelwand und durch einen zweiten, kleineren, ca. 80 cm langen Tunnel, dessen Achse senkrecht zu jener des großen steht, schräg von oben auf die mattschwarze Fläche, auf welcher die Schildkröte mit dem Rücken gegen das Licht sitzt. Als Sehobjekte dienen auch bei diesen Versuchen weiße Reiskörner oder gekochtes, nahezu rein weißes Fischfleisch.

Bei verschiedenen Versuchsreihen wurde der Ausschnitt im Tunnel mit farbigen Gläsern von bekannter Durchlässigkeit verdeckt. Ich führe hier nur einige der wichtigsten Beobachtungen an: Bei Vorsetzen eines rubinroten Glases schnappten aus dem Hellen vor den Apparat gebrachte Schildkröten unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle bei abnehmender Belichtung ziemlich genau ebenso lange nach dem Fleische, wie dieses für mich, wenn ich gleichfalls aus dem Hellen kam, sichtbar war. Hatten die Schildkröten in ihrem Bassin am hellen Fenster gestanden, während ich mich durch längeres Betrachten des hellen Himmels ausgiebig helladaptiert hatte, so schnappten die Tiere unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle wiederholt noch nach Fleischstückchen, die ich erst nach einigen Sekunden Dunkelaufenthalt wahrnahm. Waren die Tiere durch Belichten mit den Strahlen einer hellen Bogenlampe mehr helladaptiert, so schnappten sie unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle nicht nach Objekten, die für mich sichtbar waren, wenn ich aus einem mäßig hellen Raume ins Dunkle kam.

Gut dunkeladaptierte Schildkröten schnappten bei Bestrahlung des gleichen weißen Objektes mit dem gleichen roten Lichte bei geringeren Lichtstärken nach ersterem als helladaptierte, und zwar bei abnehmender Belichtung wieder ungefähr ebenso lange, als für mein gut dunkeladaptiertes Auge das Objekt eben noch sichtbar war.

Entsprechende vergleichende Messungen stellte ich nach Vorsetzen eines orangefarbigen bzw. eines gelben Glases vor den Ausschnitt im Tunnel an. Die Ergebnisse, über die ich früher berichtet habe, müssen hier übergangen werden. Dagegen seien die Befunde bei Benützung eines Grünfilters etwas ausführlicher wiedergegeben.

Die Sichtbarkeitsgrenze des bewegten weißen Objektes lag nach Vorsetzen eines Grünfilters vor den Ausschnitt im Tunnel für mein mit orangefarbigem Glase bewaffnetes helladaptiertes Auge bei ca. 15—16 cm Lampenabstand, für das unbewaffnete bei 40—45 cm. Helladaptierte Schildkröten schnappten selbst bei 10 cm Lampenabstand nicht mehr nach dem Fleische.

Nach ca. 15—20 Minuten Dunkelaufenthalt lag die Sichtbarkeitsgrenze für mein unbewaffnetes Auge bei ca. 163 cm, für das mit orangefarbigem Glase bewaffnete bei ca. 52 cm. Dunkeladaptierte Schildkröten schnappten bei 10 cm Lampenabstand nicht nach dem Fleische, zuweilen bewegten sie den Kopf wie suchend. Für ein gleich lange dunkeladaptiertes Huhn lag die Pickgrenze bei ca. 50—60 cm Lampenabstand.

Bei einer anderen Beobachtungsreihe mit gut dunkeladaptierten Augen erhielt ich folgende Werte: Die Sichtbarkeitsgrenze lag für mein unbewaffnetes Auge bei etwa 150—170 cm, die Pickgrenze für das dunkeladaptierte Huhn bei etwa 40—50 cm, die Schnappgrenze für dunkeladaptierte Schildkröten bei etwa 15 cm.

Ausgedehntere messende Untersuchungen mit blauen Glaslichtern konnten an dem hier benutzten Apparate nicht vorgenommen

Digitized by Google

werden, da die Sichtbarkeitsgrenze für die Schildkröten zu weit von jener für unser Auge entfernt war. Das für uns Wesentliche ist aus den oben besprochenen Beobachtungen am Spektrum und mit farbigen Gläsern zu entnehmen. Bei einem Versuche an unserem Apparate sah die Schildkröte ein mit blauem Glaslichte bestrahltes Reiskorn selbst dann nicht, wenn seine Lichtstärke mehr als 200mal größer war als jene, bei der ich es noch sah.

Alle meine Beobachtungen an Schildkröten weisen darauf hin, daß diese Reptilien die Welt der Farben ungefähr so sehen wie wir, wenn wir unser Auge mit einem passenden rotgelben Glase versehen. Wir sahen vorher, daß Aehnliches auch für die Hühner gilt. Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen diesen und den untersuchten Schildkröten liegt darin, daß letztere das Spektrum am kurzwelligen Ende noch weniger weit sehen als die Hühner bei gleicher Lichtstärke. Dies läßt sich im wesentlichen schon durch das Verhalten beider Tierarten im Spektrum dartun, genauer durch die messenden Versuche mit farbigen Glaslichtern, die zeigen, daß vorwiegend grüne Lichter für die Schildkröten beträchtlich geringeren Reizwert haben als unter sonst gleichen Verhältnissen für die Hühner. So pickte z. B. bei einem der angeführten Versuche mit Grünfilter ein dunkeladaptiertes Huhn eben noch bei dem 9—16-fachen derjenigen Lichtstärke, bei welcher die Reiskörner für mich an der Grenze der Sichtbarkeit waren, die Schildkröte aber sah unter sonst gleichen Bedingungen das grünbestrahlte Reiskorn erst bei etwa dem Hundertfachen der für mein dunkeladaptiertes Auge zu seiner Wahrnehmung erforderlichen Lichtstärke.

Der Unterschied zwischen beiden Tierarten entspricht der Annahme, daß die Hühner die Welt der Farben ungefähr so sehen wie wir, wenn wir durch ein ziemlich helles, rötlichgelbes Glas sehen, das noch etwas von den grünen und blaugrünen Strahlen des Spektrums durchläßt, die Schildkröten aber etwa so wie wir, wenn wir unser Auge mit einem dunkleren, etwas mehr ins Rötliche gehenden gelben Glase versehen, das von jenen kurzwelligen Strahlen entsprechend mehr zurückhält.

So erklärt sich auch, daß für die Hühner die Pickgrenze bei Hell- und Dunkeladaptation meist nicht oder nur unbedeutend, die Schnappgrenze für die Schildkröten aber im allgemeinen merklich höher liegt als die extrafoveale Sichtbarkeitsgrenze der Körner für das unbewaffnete Menschenauge bei ähnlichem Adaptationszustande.

In weiteren Beobachtungsreihen suchte ich über die pupillomotorische Wirkung farbiger Lichter auf das Reptilienauge Aufschluß zu erhalten.

Die von mir untersuchten Schildkröten zeigten keine merkliche Lichtreaktion der Pupille, dagegen war eine solche bei Krokodilen und Alligatoren genügend ausgesprochen, um einige Versuche über den motorischen Reizwert farbiger Lichter anstellen zu können.

Die Krokodilnetzhaut unterscheidet sich von jener der Schildkröte unter anderem durch das Fehlen farbiger Oelkugeln in den Zapfen. Versuche mit der oben (p. 6) geschilderten photographischen Methode ergaben mir für *Crocodilus niloticus*, daß die Pupille schon im Rotgelb deutlich enger ist als im Dunkeln, im Gelb und Grüngelb meines Spektrums fand ich sie bei den zwischen den ein-

Digitized by Google

zelnen Versuchen dunkel gehaltenen Tieren in der Regel am engsten, im Grün und im Grünblau wieder deutlich weiter. Brachte ich einen Alligator (*A. lucius*) in die verschiedenen homogenen Lichter des Spektrums und beobachtete das Verhalten der Pupille mit der Lupe, so trat bei Verschieben des Tieres aus dem Ultrarot ins Rot selbst in mäßig lichtstarken Spektren deutliche Pupillenverengerung ein; kam das Auge bei weiterem Verschieben ins Rotgelb und Gelb, so wurde die Pupille noch deutlich enger und war in der Gegend des Gelb am engsten. Verschob ich es rasch aus dem Gelb ins Grün, so trat in der Regel eine sehr geringe, aber deutliche, Erweiterung der Pupille ein, umgekehrt konnte ich bei Verschieben aus dem Grün ins Gelb fast immer eine, freilich nur sehr unbedeutende Verengerung wahrnehmen. Bei Uebergang aus Blau in Grün erfolgte etwas stärkere Pupillenverengerung, doch war diese in der Regel noch schwächer als jene bei Uebergang von Rot zu Gelb. Alle diese Veränderungen waren am leichtesten zu sehen, wenn ich das Tier vorher einige Minuten dunkel gehalten hatte, während das Pupillenspiel an Lebhaftigkeit bald nachließ, wenn das Auge den Lichtern des Spektrums länger ausgesetzt war.

Diese Versuche mit homogenen Lichtern ergänzte ich wieder durch solche mit roten und blauen Glaslichtern an der oben (p. 7) erwähnten Vorrichtung, die gestattet, die Lichtstärken eines roten und eines blauen Glaslichtes innerhalb weiter Grenzen unabhängig voneinander beliebig zu variieren. Stellte ich ein Rot und ein Blau ein, deren motorischer Reizwert für mein Auge angenähert gleich groß war (wie ich mit der entoptischen Methode feststellte), und belichtete nun das in ähnlichem Adaptationszustande befindliche Krokodilauge bald mit dem roten, bald mit dem blauen Reizlichte, so war die Pupillenverengerung in den beiden Lichtern in der Regel nicht sehr verschieden.

Alle diese Versuche weisen darauf hin, daß die pupillomotorischen Reizwerte der verschiedenen farbigen Lichter für das Krokodilauge jenen für das menschliche ähnlich, jedenfalls nicht sehr wesentlich von diesen verschieden sein dürften.

Den Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit im Schildkrötenauge konnte ich in folgender Weise messend bestimmen: Bei einigen Vorversuchen setzte ich ein Tier in dem mit AUBERTscher Blende versehenen Dunkelzimmer auf einen mit mattschwarzem Tuche bespannten Tisch mit dem Rücken gegen das Fenster und bewegte zunächst bei weiter Blende vor seinem Kopfe ein Fleischstück hin und her. Dieses war an einem über $^1/_2$ m langen mattschwarzen Drahte befestigt, den ich in der schwarzbehandschuhten Hand hielt, so daß für das Tier wieder lediglich die Beute auf nahezu lichtlosem Grunde sichtbar war. Während es dieser mit dem Kopfe folgte und, wenn es nahe genug gekommen war, danach schnappte, wurde die AUBERTsche Blende von einem Mitarbeiter langsam verkleinert; in der Regel war der Moment ziemlich genau zu bestimmen, wo die Tiere aufhörten, dem Fleische zu folgen bezw. danach zu schnappen. Wurde die Blende wieder geöffnet, so fingen bald die charakteristischen Kopf- und Schnappbewegungen wieder an. Den Umfang der adaptativen Aenderungen ermittelte ich durch Vornahme der geschilderten Versuche bei hell- und bei verschieden lange dunkeladaptierten Tieren. Ein Beispiel möge genügen.

Digitized by Google

Eine Schildkröte, die einige Zeit im Hellen gewesen war, wird ca. 10 Minuten dunkel gesetzt, darauf mittels der AUBERTschen Blende untersucht: sie schnappt bei 20 mm und bei 16 mm Seitenlänge der quadratischen Blende, bei 12 mm sucht sie mit dem Kopfe und folgt zuweilen dem bewegten Stücke, ist aber unsicher.

Nun wird sie ungefähr eine Minute an ein helles, nicht dem direkten Sonnenlichte ausgesetztes Fenster gehalten. Ins Dunkle zurückgebracht, schnappt sie in den ersten Augenblicken selbst bei 45 mm nicht mehr, wohl aber lebhaft, wenn noch ein zweites neben dem ersten befindliches AUBERTsches Fenster genügend weit geöffnet wird. Nach ca. 1 Minute Dunkelaufenthalt schnappt sie bei 45 mm Weite der einen Blende allein sicher, bei 31 mm nicht mehr.

Für mich selbst ist, nachdem ich eine Minute an dem gleichen hellen Fenster gestanden hatte, im ersten Augenblicke nach Eintritt ins Dunkelzimmer bei 45 mm das bewegte Fleisch extrafoveal eben sichtbar; nach einigen Sekunden Dunkelaufenthalt ist die Sichtbarkeitsgrenze für mich bei ca. 25 mm, nach 1—2 Minuten Dunkelaufenthalt bei ungefähr 17 mm, nach längerem Dunkelaufenthalte bei ungefähr 5 mm.

Nachdem ich im Verlaufe meiner Untersuchungen erkannt hatte, daß die Schildkröten im wesentlichen so sehen, wie wir, wenn wir unser Auge mit einem passenden orangefarbigen Glase bewaffnen (s. oben), bestimmte ich für mich die Sichtbarkeitsgrenzen der jeweils als Futter dienenden Gegenstände so, daß ich vor ein Auge ein bestimmtes orangefarbiges Glas setzte, das andere unbewaffnet ließ; ich hielt mich dann zunächst einige Zeit im Hellen auf, um das eine Auge für das unveränderte Tageslicht, das andere für das orangefarbige Glaslicht zu adaptieren, und ermittelte dann die Grenzen der Sichtbarkeit der bewegten Objekte für jedes der beiden Augen, einmal möglichst bald nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle, dann nach verschieden langem Dunkelaufenthalte.

Selbstverständlich kann es sich bei solchen Bestimmungen nicht um viel mehr handeln als um Schätzungen, deren Ergebnisse nicht ohne weiteres auf das Schildkrötenauge zu übertragen sind. Sie geben uns aber wenigstens eine Vorstellung davon, in welchem Umfange ungefähr beim Sehen durch die benutzten rotgelben Gläser die Sichtbarkeitsgrenzen der jeweiligen Sehobjekte bei zunehmender Dunkeladaptation sich ändern.

Bei einem solchen Versuche, vor dessen Beginn ich längere Zeit im Hellen vor dem linken Auge ein orangefarbiges Glas getragen hatte, war einige Sekunden nach Eintritt ins Dunkle die Sichtbarkeitsgrenze für mein linkes Auge bei 15 mm Seitenlänge der AUBERTschen Blende, für das rechte, unbewaffnete bei 7—8 mm. Nach 20 Minuten war die Sichtbarkeitsgrenze für das linke Auge bei 6—7 mm, für das rechte bei 3 mm. Schildkröten, die längere Zeit am hellen Fenster gestanden hatten, schnappten, unmittelbar nachdem sie ins Dunkle gebracht worden waren, noch eben bei 22 mm, nach 1—2 Minuten bei 18 mm, nach 25 Minuten Dunkelaufenthalt noch sicher bei 6—7 mm.

Wie viel weniger gut helladaptierte Schildkröten bei passend herabgesetzter Lichtstärke sehen, als dunkeladaptierte, ließ sich auch durch solche Versuche anschaulich zeigen, bei welchen ich das eine Auge eines Tieres hell-, das andere möglichst gut dunkeladaptierte; zu diesem Zwecke hielt ich eine gut dunkeladaptierte Schildkröte $^1/_2$—1 Minute so in den Lichtkegel einer Bogenlampe, daß wesentlich nur ein Auge von dem hellen Lichte getroffen, das andere aber durch

Digitized by Google

Verdecken tunlichst vor Licht geschützt wurde. Dann brachte ich sie rasch in ihr Bassin im Dunkelzimmer und bewegte nun bei passend gewählter (im allgemeinen ziemlich geringer) Lichtstärke ein Fleischstück vor ihrem Kopfe so, daß es bald nur im Gesichtsfelde des helladaptierten, bald auch in dem des anderen Auges erschien. Sowie das Fleisch in das Gesichtsfeld des dunkeladaptierten Auges kam, reckte die Schildkröte Hals und Kopf danach; wurde es aber für dieses Auge unsichtbar und erschien allein im Gesichtsfelde des helladaptierten, so hörte das Tier mit seinen Bewegungen sofort auf.

War durch diese Versuche der Nachweis erbracht, daß die Schildkröten selbst bei für unser Auge sehr geringen Lichtstärken ziemlich gut zu sehen vermögen, so erschien es im Hinblicke auf gewisse prinzipiell wichtige Fragen wünschenswert, auch Anhaltspunkte über ihr Sehen bei möglichst hohen Lichtstärken zu bekommen. Zu diesem Zwecke brachte ich die Tiere an helles Sonnenlicht und bewegte das Fleisch so, daß sie, um es zu sehen, ihre Augen gegen das Helle richten mußten. Bei anderen Versuchen wurde das Fleisch in ähnlicher Weise zwischen den Schildkrötenaugen und dem Lichte einer Bogenlampe bewegt; hier wie dort nahmen die Tiere das Fleisch leicht wahr. Anzeichen von Belästigung durch das für uns blendend helle Licht traten dabei nicht zutage.

Alle meine Versuche lehren, daß auch Schildkröten mit vorwiegend nächtlicher Lebensweise (s. unten) durchaus nicht etwa nur bei stark herabgesetzter Belichtung, sondern auch bei verhältnismäßig sehr hohen Lichtstärken gut sehen können.

Der Umfang der adaptativen Empfindlichkeitszunahme bei Dunkelaufenthalt ist nach meinen Messungen für das Schildkrötenauge ein beträchtlicher und z. B. so groß, daß eine gut dunkeladaptierte Schildkröte passend belichtete, bewegte Fleischstücke sieht, die für das hell- bezw. kurz dunkeladaptierte Menschenauge noch nicht sichtbar sind.

Ist das bewegte Objekt von diffusem Tageslichte oder dem Lichte einer Glühbirne bestrahlt, so wird es bei abnehmender Belichtung für das helladaptierte Schildkrötenauge im allgemeinen früher unsichtbar als für das helladaptierte unbewaffnete Menschenauge. Dasselbe zeigt sich bei Vergleichung dunkeladaptierter Schildkröten- und Menschenaugen. Bewaffnet man sein eigenes Auge mit einem passend gewählten orangefarbigen Glase, so sind die Sichtbarkeitsgrenzen für das Menschenauge bei Hell- wie bei Dunkeladaptation nur wenig von jenen für das Schildkrötenauge verschieden, d. h. der Umfang der Empfindlichkeitszunahme durch Dunkeladaptation ist für das Schildkrötenauge von ähnlicher Größe wie für das mit einem passenden orangefarbigen Glase bewaffnete Menschenauge.

Auf die Verschiedenheiten der Farbe der Oelkugeln bei Huhn und Schildkröte habe ich schon oben hingewiesen. Breitet man die Netzhäute z. B. einer frisch getöteten *Chelydra serpentina* oder *Cyclemys* und die eines Huhnes so aus, daß ihre Außenflächen nach oben sehen, so zeigt unter dem Mikroskop der hintere obere Abschnitt der Huhnnetzhaut, der beim Picken der Körner wesentlich in Betracht kommt („gelbes Feld"), vorwiegend gelbe bis grünlichgelbe, nicht sehr stark gefärbte Oelkugeln, dazwischen rote und orangefarbige in verhältnismäßig kleiner Zahl; makroskopisch erscheint dieser Abschnitt gelb.

Digitized by Google

Betrachtet man daneben die mittleren Abschnitte der erwähnten Schildkrötennetzhaut, so fällt vor allem die verhältnismäßig große Zahl roter Oelkugeln auf; neben diesen finden sich reichlich orangefarbige, etwas weniger gelbe Kugeln, noch spärlicher, fast vereinzelt, blaßblaugrüne. Makroskopisch und bei schwacher Vergrößerung erscheinen diese Netzhautteile deutlich mehr rötlich als das gelbe Feld des Huhnes. Die Oelkugeln sind im letzteren nicht viel kleiner als z. B. die kleinen Kugeln in den mittleren Netzhautteilen von *Cyclemys*.

Bei den übrigen von mir untersuchten Schildkröten fand ich im allgemeinen keine wesentlich anderen Verhältnisse hinsichtlich der relativen Menge der verschieden gefärbten Oelkugeln; ich hatte den Eindruck, daß die roten und orangefarbigen Oelkugeln bei allen verhältnismäßig viel zahlreicher waren als beim Huhne, insbesondere in dessen gelbem Felde. (Ueber die Verteilung der Oelkugeln in den verschiedenen Partien der Netzhaut s. Abschnitt III.)

Es gelingt leicht, bei Augenspiegeluntersuchung in der gewöhnlichen Weise die farbigen Oelkugeln der Schildkröte wahrzunehmen: die größeren Kugeln in meinen Präparaten hatten einen Durchmesser von ca. 0,0085 mm, die kleineren einen solchen von ca. 0,0042 mm. Die Augen der untersuchten Schildkröten hatten eine Achsenlänge von ca. 4—6 mm; ihre hintere Brennweite ist durchschnittlich nur etwa den dritten bis fünften Teil so groß wie jene im Menschenauge. Bei Untersuchung im aufrechten Bilde sehen wir die Netzhaut emmetropischer Augen durch deren brechendes System wie durch eine Lupe, für welche die vergrößernde Wirkung proportional ihrer Brechkraft wächst. Der Hintergrund eines normalen menschlichen Auges erscheint uns bei Untersuchung im aufrechten Bilde etwa um das 16-fache vergrößert, jener des Schildkrötenauges nach dem Gesagten etwa um das 50—80-fache. Mit einem lichtstarken elektrischen Augenspiegel sieht man denn in der Tat im aufrechten Bilde leicht eine große Zahl von zum Teile hell leuchtenden, insbesondere roten und blaßgrünlichen Punkten, deren Form und Helligkeit mit jeder Spiegelbewegung wechselt; mehrfach erschienen mir dieselben in den mittleren Netzhautteilen kleiner und dichter beieinander liegend als in den mehr peripheren; daher ist die Untersuchung in letzteren meist leichter. Dazu kommt, daß in den mittleren Teilen die Beobachtung durch die Ausstrahlung des Sehnerven erschwert ist. Seine Fasern erscheinen als feine, gerade, radiär verlaufende helle Linien, die oft im Kontraste mit dem vorwiegend rötlichen Grunde einen mehr oder weniger deutlich grünlichen Ton zeigen können. So kommt wohl auch das Grün eines Teiles der mit dem Spiegel sichtbaren Kugeln mit durch Kontrastzustande; denn wir sahen, daß grünliche Oelkugeln in den meisten Schildkrötennetzhäuten nur vereinzelt vorkommen.

Schon nach der eben mitgeteilten Berechnung kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese mit dem Augenspiegel wahrnehmbaren farbigen leuchtenden Punkte tatsächlich den Oelkugeln entsprechen. Weitere Beweise hierfür erbringt die Untersuchung frisch eröffneter Augen: Löste ich aus einem eben enukleierten und eröffneten Bulbus die Netzhaut, so blieb nicht selten hier und da ein Teil der äußeren Netzhautpartien, Zapfenaußenglieder nebst Oelkugeln, auf dem Pigmentepithel zurück. Betrachtete ich solche Stellen mit 80—100-facher Vergrößerung bei dem starken, schräg auffallenden Lichte einer

Digitized by Google

Bogenlampe, so waren die leuchtenden farbigen Kugeln auf dem dunklen Grunde ähnlich wie bei der Spiegeluntersuchung sichtbar.

Unter den geschilderten günstigen Verhältnissen wird es also möglich, Bestandteile der Netzhautzapfen selbst mit dem Augenspiegel wahrzunehmen.

Hühner haben wesentlich größere Augen und zum Teile etwas kleinere Oelkugeln als die Schildkröten, daher sind hier die Bedingungen für deren Wahrnehmung mit dem Augenspiegel ungünstiger. Immerhin konnte ich mich auch bei Hühnern überzeugen, daß wenigstens in den peripheren Netzhautzteilen, wo sie verhältnismäßig am größten sind, die Kugeln mit dem Spiegel eben als feine Pünktchen sichtbar werden.

Die Befunde über das Sehen der Schildkröten bringen einen neuen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung, nach welcher die Außenglieder der Zapfen den optischen Empfangsapparat bilden: Die fragliche Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen Ende habe ich nur bei jenen Wirbeltierklassen gefunden, deren Netzhautzapfen stark gefärbte Oelkugeln enthalten, und sie ist für Netzhäute mit vorwiegend roten und orangefarbigen Kugeln wesentlich ausgesprochener als für solche mit vorwiegend gelben bezw. grüngelben.

Eine hübsche Methode zum Nachweise der verschiedenen Absorption farbiger Strahlungen durch die verschieden gefärbten Oelkugeln besteht in folgendem:

Breitet man eine frische Schildkrötennetzhaut auf dem Objektträger aus und bringt zwischen Lichtquelle und Mikroskopspiegel das rubinrote Glas, das bei unseren Fütterungsversuchen benutzt wurde, so erscheint die noch fast durchsichtige Netzhaut im durchfallenden Lichte angenähert gleichmäßig rot, die roten und orangefarbigen Oelkugeln sind in ihr als leuchtend rote, scharf begrenzte helle Scheiben zu sehen. Wird nun statt des roten das vorher zu den Fütterungsversuchen benutzte blaue Glas vor die Lichtquelle gehalten, so erscheinen in der jetzt angenähert gleichmäßig blauen Netzhaut die roten und orangefarbigen Oelkugeln als schwarze undurchsichtige Flecke, die spärlichen blaß-blaugrünen Kugeln als hellere, blaue Scheibchen. Brachte ich neben der Schildkrötennetzhaut die frische Retina eines Huhnes auf den Objektträger, so zeigt diese in der dem gelben Felde entsprechenden Partie, wie wir oben sahen, weniger rote und orangefarbige, dagegen verhältnismäßig reichlich grünlichgelbe Oelkugeln. Bei Vorhalten des blauen Glases vor die Lichtquelle erscheinen diese letzteren als blaue Scheibchen; sie lassen also von dem fraglichen Lichtgemische mehr durch als die in dem gleichen blauen Lichte schwarz erscheinenden roten und orangefarbigen Oelkugeln der Schildkröte.

Der zuletzt geschilderte Versuch zeigt auch für den mit den einschlägigen Verhältnissen weniger Vertrauten eindringlich, in welchem Umfange das kurzwellige Licht in den roten und orangefarbigen Oelkugeln der Schildkrötennetzhaut absorbiert wird. Er macht uns die Verschiedenheiten des Sehens der Vögel und der Schildkröten wie auch die Tatsache verständlich, daß die Schildkröten ein vor ihren Augen bewegtes Objekt auch dann nicht wahrnehmen, wenn es uns fast leuchtend blau erscheint. Die von den verhältnismäßig spärlichen blaß-blaugrünen Oelkugeln durchgelassenen Lichtmengen genügen offenbar unter den angegebenen Bedingungen nicht zur Vermittlung verwertbarer Eindrücke. —

Bei den Schildkröten herrscht in der Färbung des Rückenpanzers im allgemeinen das Graubraun vor, das hier wohl als Schutzfarbe

Digitized by Google

aufzufassen ist; im Hinblicke auf die von mir gefundenen Eigentümlichkeiten des Sehens dieser Tiere ist aber von Interesse, daß verschiedene Arten, wie *Cyclemys picta, Cistudo carolina, Cyclemys fasciata* und andere, am Rande des Rückenpanzers und an den sichtbaren Weichteilen, z. B. am Halse, prachtvolle, zum Teile leuchtende Färbungen zeigen, und daß auch hier wiederum Rot, Orange, Gelb und Braun vorherrschen, das sind eben jene Farben, die nach meinen Untersuchungen von den Artgenossen allein oder vorwiegend wahrgenommen werden können. —

Meine Versuche über adaptative Empfindlichkeitssteigerung bei den Schildkröten führen zu folgenden Erwägungen.

Der Durchmesser der Pupille betrug bei meinen kleineren Schildkröten durchschnittlich nicht mehr als 1—1,5 mm, bei den größeren kaum 2 mm. Bei Tieren, die mehrere Stunden im Dunkeln gesessen hatten und dann rasch bei eben zur Beobachtung genügender Belichtung untersucht wurden, fand ich die Pupille im allgemeinen nicht weiter als bei solchen, die ich am hellen Fenster gehalten oder den Strahlen einer Bogenlampe ausgesetzt hatte. Auch wenn ich solche Augen abwechselnd verdunkelte und stark belichtete, sah ich keine Aenderung der Pupillenweite[1]). In der Literatur begegnen wir der Angabe, daß bei Schildkröten auf Belichtung eine kräftige und plötzliche Kontraktion des Sphinkter eintrete; bei den von mir untersuchten Arten konnte ich solche nicht wahrnehmen. Wohl sah ich bei manchen Arten deutliche Verengerungen und Erweiterungen der Pupille, die aber unabhängig vom Einflusse der Belichtung waren; es kam nicht selten vor, daß der Augenblick der Verdunkelung mit dem Engerwerden, jener der Belichtung mit dem Weiterwerden der Pupille zusammenfiel. Gelegentliche lebhafte plötzliche Verengerungen bei konstant bleibender Belichtung sind wohl als akkommodative aufzufassen. So sah ich häufig bei plötzlicher Annäherung eines Fingers an das Schildkrötenauge die Pupille vorübergehend rasch enger werden. (Bei *Lacerta viridis* rief die Belichtung meist deutliche, aber nicht sehr ausgiebige Pupillenverengerung hervor.)

Der Durchmesser meiner eigenen Pupille beträgt bei möglichst schwacher, eben noch zur Beobachtung ausreichender tangentialer Belichtung mit dunkelrotem Lichte im Dunkelzimmer bei geschlossenem zweiten Auge ca. 5—5,5 mm. Zu den Netzhäuten der von mir untersuchten Schildkröten gelangt also durchschnittlich nur etwa $^1/_{15}$—$^1/_{25}$ jener Lichtmenge, die unter sonst gleichen Verhältnissen unsere Netzhaut bei schwachem Reizlichte trifft. Auf der anderen Seite ist die hintere Brennweite der nur etwa 4—6 mm langen Schildkrötenaugen beträchtlich kürzer als die des menschlichen Auges, das Netzhautbild also entsprechend kleiner; die Lichtstärke des Netzhautbildes im Schildkrötenauge wird dadurch jener im menschlichen wieder ähnlicher.

Die Beobachtung der Sichtbarkeit der bewegten Fleischstücke usw. für mein Auge nahm ich aus einem durchschnittlichen Abstande von 20—25 cm vor, während für die Versuche an Schildkröten das Sehobjekt deren Augen auf wenige Zentimeter genähert wurde.

1) Wir begegnen hier also einem wesentlichen Unterschiede zwischen Schildkröten und Vögeln. Es könnte von Interesse sein, die entsprechenden Hirnpartien aus diesem Gesichtspunkte zu vergleichen.

Digitized by Google

Diese Verschiedenheiten gelten für Hell- und für Dunkeladaptation in angenähert gleicher Weise und können also zur Erklärung der adaptativen Empfindlichkeitsänderungen bei der Schildkröte nicht in Betracht kommen.

Auch auf Aenderungen der Pigmentstellung bei Aenderung der Belichtung sind diese adaptativen Vorgänge nicht zurückzuführen (Genaueres hierüber s. Abschnitt III), und auch Sehpurpur konnte in der Schildkrötennetzhaut trotz wiederholter sorgfältiger Untersuchungen nicht nachgewiesen werden.

Meine Untersuchungen erbringen somit den Nachweis umfangreicher adaptativer Aenderungen in Wirbeltieraugen, deren Netzhäute nach den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Beobachter lediglich Zapfen führen und keine nachweisbaren Mengen von Sehpurpur enthalten.

Bei Besprechung des Lichtsinnes der Hühner gedachte ich der verbreiteten Annahme, die Hühner seien Tagtiere, weil in ihrer Netzhaut die Zapfen überwiegen; hiernach müßten erst recht die Schildkröten Tagtiere sein, in deren Netzhaut Stäbchen überhaupt nicht nachgewiesen sind. Nun sind aber viele Schildkröten vorwiegend oder ausschließlich Nachttiere. (Die einschlägigen Angaben der Zoologen habe ich früher [1910] ausführlich zusammengestellt.)

Ich habe oben gezeigt, daß das Sehen der Hühner den Voraussetzungen der bekannten Hypothese Parinauds von der Adaptationsunfähigkeit der Zapfen nicht entspricht; denn diese Tagvögel sind trotz ihrer Stäbchenarmut durchaus nicht hemeralopisch, wie allgemein angenommen wird, vielmehr einer Dunkeladaptation in beträchtlichem Umfange fähig. Auch die Tatsache, daß verschiedene Schildkrötenarten, in deren Netzhäuten man weder Stäbchen noch Sehpurpur nachweisen konnte, vorwiegend oder ausschließlich Nachttiere sind, steht zu jenen noch immer verbreiteten Anschauungen in schroffem Widerspruche; sie wird leicht verständlich durch den von mir erbrachten Nachweis, daß auch diese Augen mit reiner „Zapfennetzhaut" einer Dunkeladaptation in ansehnlichem Umfange fähig und dementsprechend selbst bei stark herabgesetzter Beleuchtung noch zu sehen imstande sind.

D. Amphibien.

Die von mir zur Untersuchung der Reptilien ausgearbeiteten Methoden erwiesen sich auch zur Untersuchung des Lichtsinnes der Amphibien gut geeignet.

Unter einer größeren Zahl von Amphibienarten, mit welchen ich experimentierte, ließen sich insbesondere an einem amerikanischen Wassermolch (*Diemictylus viridescens*), der gewöhnlichen Erdkröte (*Bufo vulgaris*) und dem afrikanischen Spornfrosch (*Xenopus Mülleri*) genauere Untersuchungen vornehmen. Alle drei Arten zeigen verhältnismäßig großen Stäbchenreichtum der Netzhaut, doch fehlen die Zapfen keineswegs vollständig.

Die fraglichen Molche sind kleine, lebhafte, nur ca. 10 cm lange Tiere mit etwa 3 mm großen Augen. Im Hellen, wo sie durch jede Hantierung und Bewegung des Beobachters leicht erschreckt werden, waren sie anfangs ziemlich scheu, doch erreichte ich, wenn ich sie mehrere Tage hungern ließ, nach einiger-Zeit, daß sie auf kleine Fleischstücke zuschwammen, die ich an langen, schwarzen Drähten

Digitized by Google

im Wasser bewegte. Im Dunkelzimmer, am Spektrum oder anderen Lichtquellen, die so angeordnet waren, daß die Tiere nichts vom Beobachter, sondern wiederum nur das kleine, an Drähten bewegte Fleischstück auf dunklem Grunde sahen, schwammen sie, solange letzteres für sie sichtbar war, darauf zu und, wenn es langsam zurückgezogen wurde, hinter ihm her. Man kann so fast wie bei dem bekannten Spielzeug die schwimmenden Figuren mit dem Magneten hier die kleinen Molche mit dem Fleischstücke in ihrem Behälter an jede beliebige Stelle locken. Sobald sie das Objekt nicht mehr sehen, stehen sie von der Verfolgung ab. Also auch hier spielte der Geruch keine für meine Versuche in Betracht kommende Rolle. Bei solchen Beobachtungen, wo die Eigenfarbe des Fleisches störte, konnte ich wieder mit Erfolg kleine Klümpchen aus weißer Watte, weichgekochte Reiskörner oder weißes, gekochtes Fischfleisch benutzen. In der Regel brachte ich einzelne Tiere n ein flaches, mattschwarzes Blechgefäß mit etwa 1 cm hohem Rande, das so stand, daß die Strahlen der hinter dem Rücken der Molche befindlichen Lichtquelle schräg von hinten oben ins Wasser gelangten; das bewegte Objekt war also für sie wieder im auffallenden Lichte auf dunklem Grunde sichtbar.

Untersuchungen mit farbigen Lichtern nahm ich zunächst wieder am Spektrum vor. Es war auf dem angegebenen Wege leicht, zu zeigen, daß die Molche das Spektrum am langwelligen Ende merklich genau so weit sehen wie wir; saßen sie etwa im Blau und bewegte ich, langsam zurückgehend, das Fleisch vom Gelb ins Rot, so folgten sie ihm stets prompt, solange es für mich im Rot noch sichtbar war; sie schnappten noch danach, wenn es meinem Auge tief dunkelrot erschien, aber nicht mehr, sobald es über die Grenze des Rot ins Dunkel des Ultrarot kam. Eine Verkürzung des Spektrums am kurzwelligen Ende, wie wir sie bei Reptilien und Vögeln fanden, besteht für unsere Molche nicht: sie folgen dem bewegten weißen Objekte prompt bis ins Blau und Violett.

Wurde das Spektrum durch Spaltverengerung so lichtschwach gemacht, daß mir das bewegte Objekt angenähert farblos erschien und vorwiegend in den mittleren Teilen des Spektrums noch deutlich sichtbar war, so gingen ihm die dunkeladaptierten Molche in diesen und nur in diesen Teilen noch nach.

Weiter nahm ich eine Reihe von Versuchen mit farbigen Glaslichtern in der oben (p. 30) geschilderten Weise vor. Die Molche sehen das im Rot, im Grün oder im Blau bewegte weiße Objekt bei abnehmender Belichtung angenähert ebenso lange wie wir bei gleichem Adaptationszustande; sie zeigen also auch bei dieser Versuchsanordnung wesentlich anderes Verhalten als die Schildkröten.

Die messende Bestimmung der adaptativen Aenderungen erfolgte mit dem auf p. 32 beschriebenen Apparate. Ich konnte feststellen, daß helladaptierte Molche bei abnehmender Belichtung dem bewegten Fleische folgten, solange mein in gleichem Adaptationszustande befindliches Auge dieses noch sah, vielleicht etwas, aber nicht nennenswert länger.

Es ist zu berücksichtigen, daß die Molche das im Wasser bewegte Objekt unter Wasser sahen, ich aber aus der Luft; da von den vom Objekte ausgehenden Strahlen ein Teil an der Wassergrenze durch Reflexion verloren geht, wird dasselbe ceteris paribus für die Molche (im allgemeinen um ein Unbedeutendes) lichtstärker sein als für uns.

Digitized by Google

Wurde die Belichtung so weit herabgesetzt, daß ich das Fleisch mit einige Minuten dunkeladaptiertem Auge nicht mehr sah, so schwamm der helladaptierte Molch ihm im allgemeinen nicht mehr nach. Nach Dunkelaufenthalt von mehreren Minuten folgte das Tier dem Fleischstücke bei beträchtlich geringeren Lichtstärken als unmittelbar nach Eintritt ins Dunkelzimmer. Ich verzichte auf die ausführliche Wiedergabe meiner einschlägigen Messungen, die sich zwar nicht mit gleicher Genauigkeit wie für die Schildkröten anstellen, aber doch erkennen ließen, daß bei zunehmender Dunkeladaptation die Schnappgrenze auch für die Molche sich in ähnlicher Weise ändert, wie die Sichtbarkeitsgrenze für unser Auge.

Besondere Versuchsreihen nahm ich wieder mit lange Zeit dunkeladaptierten Molchen vor. Nach Ueberwindung gewisser technischer Schwierigkeiten bei der Beobachtung konnte ich feststellen, daß die lange dunkeladaptierten Tiere dem bewegten weißen Objekte bei abnehmender Belichtung mindestens ebenso lange folgten, als es für mein gleich lange dunkeladaptiertes Auge sichtbar war. War es für mich unsichtbar geworden, so hatte ich zuweilen den Eindruck, als ob es für das Tier vielleicht noch eben sichtbar sei; immer aber waren dann seine Bewegungen langsam und unsicher, wie suchend, geworden, was ich stets auch sonst beobachtete, wenn das Objekt für die Tiere nur schwach sichtbar bezw. an der Grenze der Sichtbarkeit war.

Daß auch die Molche selbst bei für uns blendend heller Belichtung gut sehen, stellte ich in ähnlicher Weise wie für die Schildkröten fest, indem ich das Futter so bewegte, daß die Augen der ihm folgenden Tiere von starkem Lichte getroffen wurden. So geblendete Molche folgten unmittelbar nach Abstellen der Bogenlampe nicht einem Fleischstückchen, das meinem nicht geblendeten Auge deutlich sichtbar war; nach einigen Minuten Dunkelaufenthalt folgten sie ihm aber wieder.

Die mitgeteilten Beobachtungen lehren, daß der Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit für die fraglichen Molche offenbar von ähnlicher Größe ist, wie für das menschliche Auge.

Eine etwas andere Versuchsanordnung benutzte ich bei Untersuchung der Erdkröte (*Bufo vulgaris*).

Das Tier sitzt meist unbeweglich, bis es die in einem Abstande von 1—3 cm vor seinen Augen bewegte Beute erblickt. Es fixiert sie kurze Zeit und schnellt dann mit großer Geschwindigkeit die Zunge weit heraus, an der die Beute kleben bleibt und ins Maul gezogen wird. Auch hier wurden unsere Tiere bei Aufnahme der Nahrung wesentlich durch das Gesicht geleitet. Als Futter benutzte ich anfangs Mehlwürmer, später bei allen Versuchen, wo die Eigenfarbe der ersteren störend in Betracht kommen konnte, die nahezu farblosen oder nur schwach gelblichen Ameisenpuppen, die die Kröten gerne nahmen.

Ich setzte eine Kröte zunächst so vor eine schräge mattschwarze Fläche, auf der ein Spektrum entworfen wurde, daß die Strahlen von rückwärts kamen und der Kopf des Tieres dem Rot zugewendet war; nun bewegte ich an der Spitze eines schmalen Stückes mattschwarzen Kartons einige Ameisenpuppen oder einen Mehlwurm zunächst im Ultrarot und näherte das Objekt (unter gleichen Kautelen wie früher) langsam dem Rot des Spektrums; sobald es in diesem eben für mich sichtbar wurde und meinen Augen tief dunkelrot erschien, schnellte

Digitized by Google

die Kröte die Zunge danach, niemals aber, solange es im Ultrarot und für mich unsichtbar war. Entsprechende Versuche wurden, insbesondere mit den Ameisenpuppen, in den verschiedenen Farben des Spektrums vorgenommen; die Kröte sah und erfaßte die Beute auch, wenn ich diese im Blau und Violett bewegte. Sie schien hier zuweilen, wenn das Objekt für uns sehr wenig hell war, etwas weniger sicher zu sein, traf es aber doch in der Mehrzahl der Fälle mit ihrer Zunge.

Hiernach erstreckt sich also das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende auch für die Kröte angenähert ebensoweit wie für die untersuchten Urodelen und für unsere eigenen Augen.

Wurde das Spektrum durch Spaltverengerung so lichtschwach gemacht, daß ein in ihm bewegtes Objekt für mich farblos erschien und Ameisenpuppen, die ich in den mittleren Teilen des Spektrums bewegte, für unser dunkeladaptiertes Auge in diesem eben noch sichtbar waren, so schnellten die Kröten nur dann die Zunge nach der Beute, wenn letztere in diesen Teilen bewegt wurde.

Auch bei Versuchen mit farbigen Gläsern (s. p. 30) sahen die Kröten bei abnehmender Belichtung die auf der schwarzen Fläche bewegten Ameisenpuppen so lange, als diese für uns noch sichtbar waren, vereinzelt selbst dann noch, wenn wir (bei angenähert gleichem Adaptationszustande) sie eben nicht mehr sehen konnten; der Unterschied der Sichtbarkeitsgrenzen war aber dann stets nur ein verhältnismäßig unbedeutender.

Diese und andere von mir angestellte Versuche lehren, daß die Kröten einerseits bei fast blendend hellem Lichte, andererseits (nach genügend langem Dunkelaufenthalte) bei verhältnismäßig sehr geringen Lichtstärken die bewegte Beute gut sehen, also gleichfalls adaptativer Aenderungen in beträchtlichem Umfange fähig sind.

Die von mir untersuchten Spornfrösche sind zierliche, ca. 2—3 cm lange Tierchen mit winzigen, kaum mehr als 1 mm großen, nach oben gerichteten Augen. Sie schwimmen gewöhnlich im Wasser mit der Schnauze an der Oberfläche und schnappen gierig nach kleinen bewegten Objekten; werden diese über ihrem Kopfe außerhalb des Wassers bewegt, so schnellen sie wohl auch ein kleines Stück aus dem Wasser, um es zu haschen und rasch mit den langen, spitzen, fingerartigen Vorderpfoten ins Maul zu stopfen.

Versuche im Spektrum stellte ich zunächst so an, daß ich die Tierchen in ein passendes rechteckiges Glasgefäß brachte und an der der Lichtquelle abgewendeten Glaswand dicht über dem Wasserspiegel die kleinen Sehobjekte bewegte, so daß die Frösche diese im auffallenden Lichte in verschiedenen Farben sahen. Durch Verschieben der Objekte konnte ich wieder feststellen, daß auch für diese Frösche das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende ungefähr ebenso weit reicht wie für uns.

Auch Adaptationsversuche führten in den hier wesentlichen Punkten bei den Fröschen zu ähnlichen Ergebnissen wie bei Molchen und Kröten, so daß ich auf deren genauere Wiedergabe verzichten kann.

Alle meine Beobachtungen zeigen übereinstimmend, daß für Amphibien, und zwar für Vertreter der Urodelen wie der Anuren, das Spektrum am langwelligen wie am kurzwelligen Ende merklich genau so weit reicht wie für uns. Das genügend lichtschwache Spektrum ist für das dunkeladaptierte Amphibienauge am langwelligen Ende in ähnlicher Weise verkürzt wie für uns; seine größte Helligkeit liegt in der Gegend des Gelbgrün bis

Digitized by Google

Grün. Der Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit ist bei den untersuchten Amphibien offenbar von ähnlicher Größe wie beim Menschen.

Nachdem ich durch Untersuchung des Lichtsinnes bei Fischen gefunden hatte, daß von diesen insbesondere junge Exemplare durch ihre Neigung, nach dem für sie Hellen zu gehen, uns wertvolle Aufschlüsse über ihren Lichtsinn geben können, stellte ich auch bei unseren einheimischen Salamandern, Fröschen, Kaulquappen und Kröten derartige Versuche an, ohne bisher verwertbare Resultate zu erhalten. (Daraus ist nicht zu schließen, daß nicht bei anderen, ja auch bei den gleichen Arten, vielleicht unter wenig geänderten Bedingungen solche Versuche doch brauchbare Ergebnisse liefern. Es ist mir im Verlaufe meiner Untersuchungen mehrfach begegnet, daß zunächst ungeeignet erscheinende Arten sich später gut brauchbar erwiesen.)

Versuche, Aufschluß über den Lichtsinn bei Amphibien zu bekommen, hatten sich bisher fast ausschließlich darauf beschränkt, die unter dem Einflusse eines Reizlichtes auftretenden Bewegungen der Tiere festzustellen. Ich gebe im folgenden eine Zusammenstellung der so erhaltenen, einander vielfach widersprechenden Ergebnisse.

Die ersten einschlägigen Versuche stellte GRABER (1884) mit Hilfe seiner „Zweikammermethode“ an: In einem zur Hälfte belichteten, zur Hälfte dunkel gehaltenen Kasten fand er Frösche (*Rana esculenta*) nach je $^1/_4$ Stunde in der dunklen Hälfte ein wenig häufiger als in der hellen und schloß daraus auf eine, wenn auch nicht sehr ausgesprochene „Dunkelliebe“ des Frosches; war die eine Hälfte des Kastens mit Blau, die andere mit einem für uns etwas helleren Rot bedeckt, so wurde unter 30 Fällen 26mal das Rot stärker besucht als das Blau. GRABER schloß aus diesen und ähnlichen Versuchen, daß für den Frosch „Rot die absolute Lieblings-, und Blau die absolute Widrigkeitsfarbe ist“.

KÜHNE (1877) hatte früher eine flache Schüssel zur Hälfte mit grünem, zur Hälfte mit blauem Glase bedeckt und gefunden, daß sämtliche Tiere sich binnen kurzem im Grün zusammenfanden.

Für Kröten schloß GRABER aus seinen Versuchen, daß ihnen „das Grün angenehmer zu sein scheine als das Rot“; für *Triton* sollte „Rot die absolute Lieblings- und ultraviolettreiches Blau die absolute Unlustfarbe sein, und die Farbenvorliebe von Rot gegen Ultraviolett hin stetig abnehmen“.

Es bedarf keiner Betonung, daß alle diese Versuche für die Frage nach dem Farbensehen der Amphibien keinerlei Wert haben.

E. TORELLE (1903) fand *Rana virescens* und *Rana clamata* positiv phototaktisch, einerlei ob das einfallende Licht den Frosch von oben, von der Seite oder von unten traf; doch gingen die Tiere aus der Sonne in den Schatten, auch wenn sie dabei vom Lichte weg und in rechtem Winkel zu den Lichtstrahlen sich bewegten; bei Verdunkeln eines Auges stellten sie sich schräg zur Lichtquelle. Die positive Reaktion ward lebhafter bei Erhöhung der Temperatur auf 30°, bei Herabsetzung auf 10° verwandelte sie sich in negative Phototaxis. Kam in ihren Behälter von der einen Seite rotes, von der anderen grünes, gelbes oder blaues Licht, so gingen sie immer vom Rot weg. (Das Licht wurde bei diesen Versuchen durch farbige Lösungen gefärbt.) PEARSE (1910) und MAST (1911) fanden, daß Kröten, denen sie ein Auge zerstört hatten, leichte Neigung zeigen, sich nach der Seite des blinden Auges zu drehen, als wollten die Tiere versuchen,

Digitized by Google

das gesunde dem Lichte voll auszusetzen und zum Lichte zu gehen. (Wir werden später sehen, daß lichtliebende Schmetterlinge, Amphipoden und Fliegen [s. d.] nach einseitiger Blendung in der Richtung der gesunden Seite kriechen.)

Zu entgegengesetzten Ergebnissen wie TORELLE war früher LOEB (1890) gekommen. Nach ihm bewegen sich die Frösche von der Lichtquelle fort; in einem sargartigen, langen Kasten, durch dessen quere kleine Wand Licht einfiel, gingen die Tiere an die entgegengesetzte und blieben dauernd an dieser sitzen, einerlei, ob von der anderen farbloses, rotes oder blaues Licht kam; fiel durch die eine Querwand blaues, durch die andere rotes Licht, so bewegten sie sich vom blauen fort, auch dann, wenn die Oeffnung, durch welche die stärker brechbaren Strahlen einfielen, viel kleiner gemacht wurde, als die Oeffnung für die schwächer brechbaren. LOEB schloß aus seinen Versuchen, daß auch beim Frosche „die stärker brechbaren Strahlen richtend auf die Tiere einwirken". Die schwächer brechbaren Strahlen sollten in genau gleicher Weise wirken, nur sei die Wirksamkeit der stärker brechbaren eine viel größere.

PLATEAU wiederum (1889) hielt *Rana temp.*, da die Tiere in einem dunklen, von einer Seite belichteten Kasten auf das Fenster zusprangen, für positiv phototropisch. COLE (1907) experimentierte an einem kleinen Frosch *Acris gryllus*, der, auf einem Tische unter eine elektrische Lampe gesetzt, große Neigung zeigte, in der Richtung nach dieser zu springen. COLE prüfte das Verhalten solcher Tiere gegenüber zwei verschieden großen Lichtquellen, die aber eine in der Mitte zwischen ihnen gelegene Stelle gleich stark belichteten. Die eine Lichtquelle hatte eine Fläche von 41 qcm, die der anderen war nur den 10000. Teil so groß, also angenähert punktförmig. Wurden die Tiere in die Mitte zwischen beiden Lichtquellen gesetzt, so wendeten sie sich beträchtlich häufiger der größeren als der punktförmigen Lichtquelle zu.

Bei etwaiger Wiederholung derartiger Versuche wäre auf gleichen Adaptationszustand beider Augen der Versuchstiere zu achten, was bei COLES Versuchen nicht geschah; ich verweise auf meine oben (p. 14 und p. 33) angeführten Versuche an Hühnern und Schildkröten, deren Augen sich in verschiedenen Adaptationszuständen befanden. Weiter ist folgendes zu berücksichtigen: Die Netzhaut der Frösche zeigt nicht an allen Stellen gleichen Bau; bei den bisher genauer untersuchten Froscharten findet sich ein kleiner Streif, der etwas oberhalb des Sehnerveneintrittes quer durch die Netzhaut zieht und zweifellos als Streif des deutlichsten Sehens anzusprechen ist (FICK). Nach Analogie mit dem menschlichen Auge ist wahrscheinlich, daß derselbe Lichtreiz wesentlich verschieden auf die Tiere wirken kann, je nachdem er mehr „zentrale" (d. h. dem Streifen des deutlichsten Sehens näher gelegene) oder mehr exzentrische Netzhautstellen trifft; es kommt hier in Betracht, was HERING als das „Gewicht" einer Empfindung bezeichnet hat. Fallen die Bilder beider Reizflächen in COLES Versuchen auf exzentrische Netzhautstellen, so wird ceteris paribus von der größeren Reizfläche leicht ein Teil sich näher dem Streifen des deutlichsten Sehens abbilden, als die punktförmige Lichtquelle im anderen Auge. Jedenfalls können auch bei gleicher Lichtstärke beider Reizlichter durch die eben erwähnten Umstände schwer zu übersehende Verschiedenheiten der physiologischen Bedingungen geschaffen werden.

Bei Untersuchung von *Rana clamata* fand COLE in Uebereinstimmung mit den früheren Untersuchungen von TORELLE, daß sie bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (20° C) positiv phototropisch

Digitized by Google

waren; sie verhielten sich dann ähnlich wie *Acris gryllus*. Bei Herabsetzung der Temperatur von 20 auf 6—10° wurden auch sie gegen Licht negativ, und dementsprechend kehrten sie sich bei jenen Versuchen in größerer Zahl der kleineren Lichtquelle zu oder verhielten sich indifferent. —

Wir sahen oben, daß die Untersuchung der Aktionsströme bei Vögeln und Reptilien bisher keine für unsere Fragen verwertbare Resultate geliefert hat. Dagegen steht nach Versuchen von Himstedt und Nagel (1902) das Ergebnis der Messung der Aktionsströme am Froschauge in Einklang mit meinen oben mitgeteilten Befunden über den Lichtsinn der Amphibien.

Die enukleierten Froschaugen wurden von diesen Autoren in geeigneter Weise jeweils für 10 Sekunden in die verschiedenen Strahlen des Spektrums gebracht und die dadurch ausgelösten Aktionsströme an einem d'Arsonvalschen Galvanometer abgelesen. Für helladaptierte Froschaugen war die Erregung im Rot ziemlich schwach, stieg in Orange rasch an und erreichte das Maximum im reinen Gelb „ziemlich genau bei der D-Linie". Von da an nahm die Erregungswirkung im Grün, Blau und Violett ziemlich langsam wieder ab. Bei dunkeladaptierten Froschaugen fand sich das Maximum der Erregungswirkung deutlich ins Grün verschoben, bis in die Gegend der Thalliumlinie; die Verschiebung war um so ausgesprochener, je geringer die Lichtstärke des Reizlichtes war. Die Autoren schlossen aus ihren Versuchen, daß die gefundenen Verschiedenheiten der Aktionsströme im hell- und dunkeladaptierten Auge auf wechselnder Beteiligung von Stäbchen und Zapfen bei dem Zustandekommen der Reaktion beruhten. Dunkeladaptierte Froschaugen gaben erheblich stärkere Ströme als helladaptierte. —

Endlich seien noch die bisher vorliegenden Angaben über Wirkung von Röntgenstrahlen auf die Augen der Frösche und einiger anderer Wirbeltiere aufgeführt. Himstedt und Nagel (1902) fanden das Froschauge durch Röntgenstrahlen erregbar; im Zustande der Dunkeladaptation untersucht zeigte es auch bei Einwirkung ultravioletter Strahlen die für Reizung charakteristischen Schwankungen. Weiter ließ sich auch bei der Eule unzweifelhafte Empfindlichkeit gegen Röntgenstrahlen nachweisen, nicht dagegen bei Taube, Huhn und Schildkröte. Der Effekt der Reizung mit Licht war jenem der Reizung mit Röntgenstrahlen qualitativ gleichartig, nur viel größer als letzterer (bei der Taube wirkte auch die Lichtreizung nicht oder nicht sicher).

Wiederholt wurde zu ermitteln versucht, ob bzw. in welcher Weise Licht auf Amphibien nach Ausschalten der Augen wirkt.

Graber (1884) blendete Tritonen durch Ausreißen der Bulbi und fand sie auch dann noch „gegen größere Helligkeitsdifferenzen empfindlich" (sie zeigten eine Vorliebe für den dunklen Bassinteil), ferner „farbenempfindlich" (sie zogen Rot dem Blau vor). Er glaubt, daß die Reaktionen „auf qualitative und nicht etwa auf quantitative Lichtdifferenzen" zu beziehen seien, und spricht von „auf photodermatischen Empfindungen beruhenden Gefühlserregungen, die gerade so wie die durch photommatische Perzeptionen bedingten, und zwar auch in gleichem Sinne, einerseits von der Qualität und andererseits von der Intensität des vorhandenen Reizes abhängig sind". (Ueber entsprechende Versuche bei *Blatta* s. u.).

Digitized by Google

Cole fand (1907), daß von 4 Fröschen, welchen er die Sehnerven durchschnitten hatte, 3 noch „positiv phototropisch“ waren, was auch er auf Wahrnehmung der Lichtreize durch die Haut bezieht. Die Tiere waren aber jetzt nicht mehr wie vorher imstande, zwischen zwei gleich lichtstarken, aber verschieden großen Lichtquellen zu unterscheiden. Cole meint, dieses Verhalten der Frösche unter solchen Umständen könne direkt mit jenem augenloser Tiere, wie z. B. des Regenwurmes, verglichen werden.

Schon früher hatte Parker (1904) *Rana pipiens* bei Licht von 1—20,48 Meterkerzen positiv phototropisch gefunden, und zwar ebensowohl, wenn die Haut bedeckt und nur die Augen belichtet, als auch, in der Regel, wenn nach Entfernung von Hirn und Augen die Haut belichtet wurde; danach sei neben den Augen auch die Haut als rezeptives Organ für den Phototropismus anzusehen.

Weiter ist hier der Beobachtungen Koranyi's (1892) zu gedenken, der, von Moleschotts Untersuchungen über die anregende Wirkung des Lichtes auf den Stoffwechsel geblendeter und normaler Frösche ausgehend, den Versuch machte, durch Belichtung der Froschhaut reflektorische Bewegungen auszulösen; dies gelang ihm, nachdem er durch Bedecken des freigelegten Hirnes mit Fleischextrakt die Reflexerregbarkeit außerordentlich gesteigert hatte: Wurde mittels einer Glaslinse das Bild einer Gasflamme unter Ausschaltung der Wärmestrahlen auf der Rückenhaut entworfen, so trat regelmäßig Bewegung der Beine ein; „jede Veränderung der Lichtintensität wirkte auf die Froschhaut als reflexauslösender Reiz“.

Pearse (1910) fand unter den Amphibien einen Teil „positiv heliotropisch“, den anderen negativ. Von den ersteren zeigten die meisten auch nach Entfernung der Augen ähnliche photische Reaktionen wie die normalen Tiere. Augenlose Kröten bewegten sich bei einseitiger Belichtung nach der belichteten Seite. Augenlose *Cryptobranchus* und *Necturus* sollen am stärksten bei Belichtung des Schwanzes reagieren, während bei der Kröte die Haut überall angenähert gleich empfindlich sei. (Unter den von Pearse untersuchten Amphibien war nur *Cryptobranchus* stärker photokinetisch.) Die tropischen Reaktionen waren bei normalen Amphibien im blauen Lichte am stärksten, bei augenlosen zeigten die blauen Strahlen des Spektrums keine solche Kraft im Vergleich mit den langwelligen. Pearse meint danach, die Haut sei in der ganzen Ausdehnung des sichtbaren Spektrums empfindlich, dagegen zeige nur das Auge Farbenempfindlichkeit, doch sei es möglich, daß diese supponierte Farbenempfindlichkeit nur auf Wirkungen zurückzuführen sei, die für das Amphibienauge bloß Intensitätsverschiedenheiten bildeten.

Auch die Angaben über Lichtempfindlichkeit bei *Proteus anguineus* mit seinen rudimentären Sehorganen mögen hier Platz finden. Configliachi und Rusconi erwähnten schon 1819, daß *Proteus* bei Belichtung unruhig wird und tunlichst nach dem Dunkeln flüchtet; ähnliches sah Semper (1881). R. Dubois (1890) fand, daß Bestrahlung von *Proteus* mit mäßig hellem Lichte nach einer mittleren Latenzzeit von 11 Sekunden Bewegungen der im Dunkeln fast ganz unbeweglichen Tiere hervorruft. (In 4 Fällen unter 43 dauerte die Latenzperiode $^1/_2$ Minute, in 2 über 1 Minute.) Er fand hauptsächlich Kopf und Schwanz empfindlich. Daß wirklich die Haut empfindlich sei, schloß er aus Versuchen, bei welchen Kopf und Augen mit einer schwarzen Maske bedeckt waren. Bei Uebergang vom Dunkel zum Hellen erfolgte bei so geblendeten Tieren die Reaktion im Mittel nach 24 Sekunden. Bei Untersuchung mit farbigen Lichtern war die Reihenfolge der bevorzugten

Digitized by Google

Lichter: Schwarz, Rot, Gelb, Grün, Violett, Blau, Weiß. Die Reaktionszeiten bei Bestrahlung mit farbigen Glaslichtern betrugen im Mittel bei Uebergang vom Dunkel zu Violett 20 Sekunden, zu Blau 23 Sekunden, zu Rot 16 Sekunden, zu Grün 13 Sekunden, zu Gelb $10^1/_2$ Sekunden.

E. Fische.

Zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Fischen schlug ich zwei verschiedene Wege ein. Meine erste Methode gründet sich auf die Beobachtung, daß insbesondere Jungfische vieler Arten eine ausgesprochene Neigung zeigen, die jeweils für sie hellste Stelle ihres Behälters aufzusuchen [1]), und daß sie durch die Art, in der sie auf Lichtstärkenunterschiede reagieren. uns über die Helligkeit, in der ihnen verschiedene Strahlungen erscheinen, ziemlich genaue Auskunft geben können. Mit der zweiten, auch bei größeren bzw. ausgewachsenen Fischen anwendbaren Methode ermittelte ich die Sichtbarkeit bzw. Unsichtbarkeit wirklichen oder nachgemachten Futters, das mit homogenen oder Pigmentlichtern gefärbt oder in farblos grauen Tönen von verschiedener Helligkeit den Fischen auf farblosem oder farbigem Grunde geboten wurde.

Die Ergebnisse, zu welchen ich mit diesen beiden, voneinander ganz unabhängigen Methoden gelangte, zeigen in sämtlichen hier wesentlichen Punkten weitgehende Uebereinstimmung. In allen meinen Versuchen verhielten die Fische sich so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen.

Meine Versuche an Jungfischen erstrecken sich auf folgende Arten: Unter den Seefischen in erster Linie *Atherina hepsetus* und *Mugil* (sp.?); an *Sargus vulgaris* und *Charax* stellte ich bisher erst einige wenige Beobachtungen an, nach welchen diese Fische sich im wesentlichen ähnlich zu verhalten scheinen wie *Atherina*. Von Süßwasserfischen untersuchte ich bisher Jungfische von Karpfen, von *Leuciscus rutilus* und *Alburnus lucidus*, ferner von einer Weißfischart (wahrscheinlich *Squalius cephalus*). Von *Mugil* sowie von der Ellritze (*Phoxinus laevis*) untersuchte ich vielfach auch größere Exemplare. Alle diese Fische zeigten in allen hier in Betracht kommenden Beziehungen weitgehende Uebereinstimmung ihres Verhaltens. Es ist danach zu vermuten, daß ähnliches wenigstens für einen größeren Teil der Teleosteer zutreffen dürfte. Doch betone ich auch hier aufs neue, daß aus meinen Befunden an einigen Fischarten noch nicht auf gleiches Verhalten bei sämtlichen anderen geschlossen werden darf.

Versuche, die ich mit jungen Bachforellen, Aalen, Hechten und Saiblingen anstellte, führten bisher noch nicht zu genügend verwertbaren Ergebnissen.

Zunächst sei das Verhalten der Jungfische im Spektrum geschildert; ich brachte zu diesem Zwecke in der Regel etwa 50 bis 60 Tiere in ein 27 cm breites und 18 cm hohes Bassin mit planparallelen Spiegelglaswänden, die Dicke der Wasserschicht betrug

1) Daß auch erwachsene Fische zum Teile in ausgesprochener Weise zum Lichte gehen, ist ja bekannt und wird z. B. bei manchen Methoden des Fischfanges benutzt. Zu meinen Zwecken waren jugendliche Fische wohl hauptsächlich deshalb geeigneter, weil sie noch nicht die Scheu vor Annäherung etc. zeigen, wie größere Tiere. Es war bisher nie versucht worden, die Neigung der Fische, zum Hellen zu schwimmen, zur Untersuchung ihres Lichtsinnes zu benutzen.

Digitized by Google

etwa $5^1/_2$ cm; im allgemeinen waren die Bassins etwa 5—15 cm hoch mit Wasser gefüllt.

Zur Bestrahlung der Bassins mit homogenen Lichtern diente anfänglich eine kleine Zeisssche Bogenlampe von 120 Normalkerzen, die mit Konvexlinse, Spaltvorrichtung und geradsichtigem Prisma in passender Weise verbunden wurde. Durch eine zweite, vor dem Prisma innerhalb gewisser Grenzen verschieblich angebrachte Linse konnte den Strahlen des Spektrums die gewünschte Richtung gegeben werden. Bei späteren Versuchen benützte ich stärkere Bogenlampen oder eine 500-kerzige Nernstlampe. Die Untersuchungen wurden bei verschiedenen Spaltbreiten und verschiedenen Abständen der Bassins von der Lichtquelle häufig wiederholt. Der Beobachter befand sich in der Regel hinter dem Bassin und verfolgte die Bewegungen der Tiere im durchfallenden Lichte.

Stellt man ein Bassin mit Jungfischen, die eine halbe Stunde oder länger dunkel gehalten waren, so auf, daß die Breite des Spektrums ungefähr der Breite des Bassins entspricht, also dessen verschiedene Teile von verschiedenen homogenen Lichtern durchstrahlt werden, so schwimmen bald fast alle Tiere in der Richtung gegen das Gelbgrün bis Grün des Spektrums, in wenigen Sekunden hat sich die große Mehrzahl der Fischchen hier gesammelt. Schon im Gelb sind sie jetzt wesentlich spärlicher, nach dem Gelbrot nimmt ihre Zahl rasch beträchtlich ab, und im Rot des Spektrums bleiben im allgemeinen wenige oder gar keine Fische, ebenso in den dunklen, dem Ultrarot entsprechenden Partien des Bassins. Auch nach der anderen Seite des Grün, gegen das kurzwellige Ende des Spektrums zu, nimmt die Zahl der Fische beträchtlich, doch nicht so rasch ab, wie gegen das langwellige Ende; im Grünblau bis Blau bleibt meist noch eine, freilich nicht große Zahl von Fischen, die gegen das Violett hin immer kleiner wird. Fig. 2 zeigt die Verteilung der Fische (Atherinen) in einem gegebenen Momente.

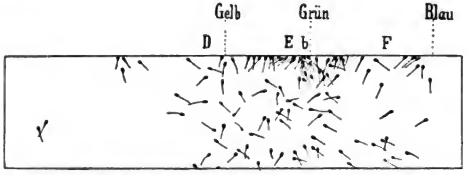


Fig. 2. Atherinen im Spektrum. Die Neigung, nach der Gegend des Gelbgrün bis Grün zu schwimmen, ist deutlich.

Das Bild ist in der Weise hergestellt, daß von einer photographischen Blitzlichtaufnahme die Stellung jedes einzelnen Fisches mittels Pausverfahrens übertragen und die so entstandene Zeichnung mit den zur Orientierung im Spektrum erforderlichen Eintragungen versehen wurde (Genaueres siehe in meiner ersten Abhandlung, 1909). Die punktierten Striche zeigen die von mir am Bassin selbst bestimmten Gegenden des reinen Gelb, Grün und Blau an. Die Bezeichnung der Gegend der Linien D, E, b und F erfolgte auf Grund spektrometrischer Bestimmungen. Selbstverständlich macht eine solche Methode noch nicht Anspruch auf sehr große Genauigkeit, kann aber für eine vorläufige Orientierung wohl genügen.

Digitized by Google

Oft kontrollierte Messungen zeigten übereinstimmend, daß die Fische sich am zahlreichsten in der etwa den Linien E bis b des Spektrums entsprechenden Gegend sammeln.

Die Richtung, in der das Licht ins Wasser eintritt, war bei meinen Versuchen in der Hauptsache belanglos: Wenn ich die homogenen Lichter mittels Spiegelvorrichtung senkrecht von oben einfallen ließ, was ja den normalen Verhältnissen mehr entspricht, so zeigte sich die Ansammlung im Gelbgrün bis Grün in ähnlicher oder gleicher Weise wie bei seitlich einfallendem Lichte. Daher wurde zu allen folgenden Versuchen ausschließlich letztere, als die zur Beobachtung zweckmäßigere Anordnung benützt.

Waren länger dunkel gehaltene Atherinen für etwa $^1/_2$ Minute in ein mäßig lichtstarkes Spektrum gebracht, so daß sich die Mehrzahl im Gelbgrün bis Grün gesammelt hatte, und setzte ich nun die Lichtstärke des Spektrums durch Verengern des Spaltes langsam herab, so war meist in dem Verhalten der Tiere zunächst keine deutliche Aenderung wahrzunehmen; sowie aber die Lichtstärke unter ein gewisses Maß herunterging, hörten die lebhaften Bewegungen der kleinen Flossen fast plötzlich auf, und die Tierchen ließen sich langsam zu Boden sinken. Rasche Erweiterung des Spaltes brachte sofort wieder lebhafte Bewegung in die Schar.

Haben sich in dem von einem mäßig lichtstarken Spektrum bestrahlten Bassin die Tiere vorwiegend im Gelbgrün bis Grün zusammengedrängt, so schwimmen sie innerhalb dieser relativ schmalen Zone lebhaft hin und her. Verschiebt man durch eine entsprechende kleine Bewegung der großen Konvexlinse vor dem Prisma das Spektrum um einige Zentimeter nach links, so haben sich in wenigen Sekunden nahezu sämtliche Fischchen nach links gedreht und schwimmen, größtenteils parallel zueinander, wieder der Gegend des Grün zu; wird das Spektrum nun rasch in der entgegengesetzten Richtung verschoben, so macht die ganze Schar kehrt und eilt wieder zum Grün. Ohne

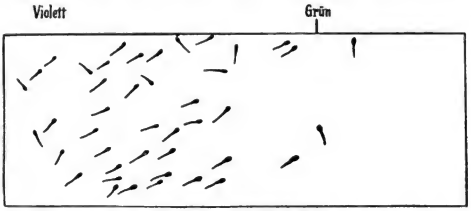


Fig. 3. Atherinen, die durch den Schatten eines schwarzen Kartons ins Violett gedrängt worden waren, in den ersten Sekunden nach Wegziehen des Kartons.

das Spektrum zu bewegen, kann man durch passende Beschattung die Tiere nach beliebigen Richtungen schwimmen lassen: Schiebt man vor der dem Spektrum zugekehrten Glaswand des Bassins von der Seite her einen breiten schwarzen Karton so vor, daß seine vertikale Kante, etwa vom langwelligen Ende kommend, allmählich über das Grün fortwandert, so schwimmen die Tiere, den Schatten fliehend, so vollzählig nach dem Blau, daß oft auch nicht ein einziges im Dunkel

Digitized by Google

zurückbleibt. Man kann sie so sämtlich bis weit ins Violett drängen; sowie man den Karton wegzieht, schwimmen alle rasch wieder dem Grün zu (s. Fig. 3).

In ähnlicher Weise kann man die Tiere nach dem Rot drängen; hier kommen aber besondere Eigentümlichkeiten in Betracht, die weiter unten ausführlicher zu besprechen sind.

Hält man vor einem Bassin, in dem die Fischchen sich im Gelbgrün bis Grün reichlich angesammelt haben, den mittleren Teilen des Spektrums entsprechend einen schwarzen Kartonstreif von solcher Breite vor, daß etwa die Gegend zwischen dem Rotgelb und Grünblau des Spektrums verdunkelt wird, so verteilen die in diesem Bezirke zahlreich vorhandenen Tiere sich in wenigen Sekunden gegen das langwellige und gegen das kurzwellige Spektrumende. Zieht man jetzt den Kartonstreif weg, so kehren beide Gruppen rasch um und eilen in der Richtung nach dem Grün aufeinander zu (Fig. 3a). Wird ein schwarzer Streif von solcher Breite vor das Bassin gehalten, daß einerseits nur das gelbliche Rot und Rot, andererseits das für unser helladaptiertes Auge beträchtlich weniger helle Blau und Violett ins Bassin fallen, so sammeln sich im allgemeinen viel mehr Fische in dem blau- bezw. violett bestrahlten Bassinteile als in dem rot bestrahlten.

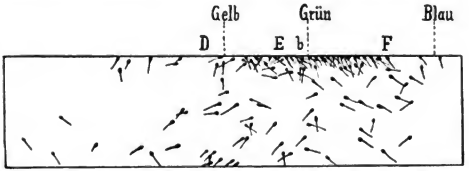


Fig. 3a. Atherinen, unmittelbar nach Wegziehen eines die mittleren Spektrumpartien ausschaltenden Kartonstreifs (s. Text).

Ewald Herings klassische Untersuchungen (1891) haben uns gelehrt, daß das normale menschliche Auge bei genügender Dunkeladaptation das lichtschwache, ihm farblos erscheinende Spektrum in der Gegend der Linien E bis b am hellsten sieht; die Helligkeit nimmt für ein solches Auge gegen das langwellige Ende des Spektrums rasch ab, so daß es hier verkürzt erscheint, nach dem kurzwelligen Ende ist die Helligkeitsabnahme eine langsamere. Ebenso wie der normale Dunkeladaptierte das lichtschwache, sieht der total Farbenblinde das Spektrum bei allen Lichtstärken: während dem normalen, helladaptierten Auge das lichtstarke Spektrum in der Gegend des Gelb am hellsten erscheint, liegt für den total Farbenblinden die Stelle der größten Helligkeit in der Gegend des Gelbgrün bis Grün; ferner ist für letzteren das Spektrum am langwelligen Ende verkürzt.

Dem mit den einschlägigen Verhältnissen Vertrauten fiel schon bei den ersten vorher geschilderten Versuchen die Aehnlichkeit zwischen der Verteilung der Fischchen im Spektrum und der Helligkeitsverteilung in diesem für den total farbenblinden Menschen auf. In der Tat sieht man nicht selten, insbesondere bei solchen Tieren, die sich

Digitized by Google

gern in den unteren Wasserschichten aufhalten, daß sie, in den dem Gelbgrün bis Grün entsprechenden Spektrumteilen sich zusammendrängend, hier nicht mehr nebeneinander Platz haben und sich daher übereinander schichten; da, wo sie sich am dichtesten zusammendrängen, wird diese Schicht am höchsten. Der Raum, den die Tiere im Spektrum vorwiegend ausfüllen, wird dann im großen und ganzen ungefähr durch eine Kurve begrenzt, deren Gipfel in der Gegend des Gelbgrün bis Grün liegt, und die nach dem langwelligen Ende steil, nach dem kurzwelligen Ende weniger steil abfällt.

Ich bemühte mich nun zu ermitteln, ob und inwieweit etwa eine derartige Uebereinstimmung durch messende Untersuchungen festgestellt werden könne.

Eine charakteristische Eigentümlichkeit des normalen dunkeladaptierten Menschenauges bei geringen Lichtstärken wie des total farbenblinden bei jeder Lichtstärke ist die Verkürzung des Spektrums am langwelligen Ende. Ich versuchte also zunächst festzustellen, ob für die Fische das Spektrum am langwelligen Ende im Vergleiche mit dem bei mittleren oder höheren Lichtstärken sehenden normalen Menschenauge verkürzt erscheint. Daß dies bei allen bisher untersuchten Fischen in der Tat der Fall ist, konnte ich mit verschiedenen Methoden eindringlich zeigen; auf einige von diesen kommen wir weiter unten zu sprechen. Hier genüge zunächst folgendes:

Wir sahen, daß man durch den Schatten eines schwarzen Kartons, der vom langwelligen Ende her vor das Bassin geschoben wird, die Fische bis ins äußerste Violett treiben kann; dieses erscheint ihnen also immer noch deutlich heller, als der beschattete Teil des Bassins. Schiebt man einen Karton vom kurzwelligen Ende her über das Grün hin vor, so weichen die Fische zunächst in ähnlicher Weise nach dem Gelb und Gelbrot aus; ist man mit dem Karton über das Gelb hinaus bis zum Gelbrot gekommen, so sind jetzt die Tierchen auf eine Zone zusammengedrängt, deren eine Grenze dem Schatten des Kartons im gelblichen Rot bis Gelbrot entspricht; an dieser drängen sie sich besonders dicht, gegen das rote Ende des Spektrums hin sind sie spärlicher. Schiebt man nun den Karton noch ein wenig weiter gegen das langwellige Ende vor, so daß vom Spektrum für den durch das Bassin blickenden Beobachter ein immerhin noch ziemlich helles Rot sichtbar ist, so fangen jetzt die Fische an, nach beiden Seiten, einerseits nach dem Ultrarot, andererseits nach dem Schatten des Kartons, ins Dunkle zu schwimmen. Dieses für uns noch ziemlich helle Rot lockt also unsere Fische nicht mehr an, es wirkt auf sie nicht anders als das Dunkel hinter dem Karton und im Ultrarot. Helladaptierte Fische verhalten sich in dieser Beziehung nicht anders als dunkeladaptierte. [Auf die fehlerhaften Angaben Bauers (1910, 1911) über eine „spezifische" Wirkung roter Lichter auf helladaptierte Atherinen ist nicht einzugehen, nachdem ich sie an anderer Stelle (1911) eingehend widerlegt habe.] Daß auch für die Augen erwachsener Fische rote Strahlungen einen außerordentlich geringen Helligkeitswert haben, konnte ich mit den sogleich zu besprechenden Fütterungsmethoden eindringlich dartun.

Meine nächste Aufgabe war, festzustellen, ob auch die relativen Helligkeiten der einzelnen homogenen Lichter für die von mir untersuchten Jungfische ähnliche oder die gleichen sind, wie für den total

Digitized by Google

farbenblinden Menschen. Ich ermittelte zunächst, ob die Fische auf genügend kleine Lichtstärkenunterschiede reagieren, um einigermaßen genaue Gleichungen zwischen verschiedenen homogenen Lichtern einerseits und einem Mischlichte von konstanter Zusammensetzung, aber meßbar variabler Lichtstärke andererseits herstellen zu können. Einige Vorversuche machten es wahrscheinlich, daß solche Messungen in der Tat möglich sein würden. War z. B. die Lichtstärke in einer Bassinhälfte = 1, die in der anderen = 1,22, so wandte sich bald die Mehrzahl der Fischchen der letzteren zu.

Versuche zur Herstellung von Helligkeitsgleichungen zwischen homogenen und Mischlichtern nahm ich im wesentlichen so vor, daß die eine Bassinhälfte mit dem zu untersuchenden homogenen Lichte bestrahlt wurde, die andere, in scharfer Grenze an erstere anstoßende, mit dem in seiner Lichtstärke meßbar variablen Mischlichte, das so lange variiert wurde, bis die Fische sich in beiden Hälften angenähert gleichmäßig verteilten.

Im einzelnen wurde die Versuchsanordnung mehrfach variiert, worauf hier nicht näher einzugehen ist.

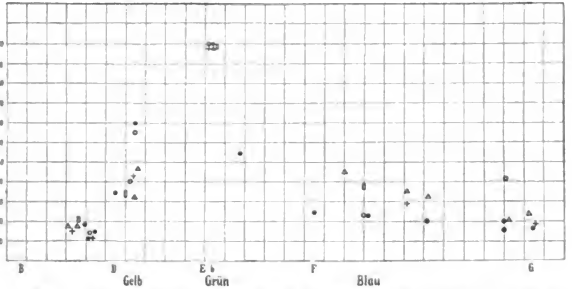


Fig. 4. Kurve der relativen Helligkeiten der verschiedenen homogenen Lichter für die von mir untersuchten Fische.

In dem beigefügten Diagramm (Fig. 4) habe ich die Ergebnisse von fünf bei verschiedenen Fischarten mit der angedeuteten Methode angestellten Versuchsreihen graphisch verzeichnet. Die der ersten Beobachtungsreihe zugehörigen Ergebnisse sind mit einem Ringe, die der zweiten bezw. dritten und vierten zugehörigen mit einem Punkte bzw. Kreuze oder Dreieck, die mit der letzten Methode erhaltenen mit einem □ bezeichnet. Die Lichtstärke bei jenem Abstande des Meßlichtes (Nernstlampe), bei welchem die Fische sich in beiden Hälften angenähert gleichmäßig verteilten, wenn an der Grenze die für sie hellste Gegend des Gelbgrün bis Grün eingestellt war, wurde in jeder Versuchsreihe als Lichtstärken-Einheit angenommen und aus den zur Gleichung mit anderen homogenen Lichtern erforderlichen Abständen der Lampe jedesmal die entsprechende Lichtstärke berechnet.

Meine Messungen zeigen, daß mit den von mir benutzten Fischen die Herstellung von Helligkeitsgleichungen zwischen homogenen und Mischlichtern so weit möglich ist, um einige fundamental wichtige Tatsachen über das Sehen der Fische erkennen zu lassen.

Digitized by Google

In Fig. 5 gibt die ausgezogene Linie die Kurve der weißen Valenzen des Spektrums für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke, die gestrichelte jene für ein normales dunkeladaptiertes Auge bei sehr geringen Lichtstärken nach EWALD HERINGS berühmten Messungen wieder. Die Uebereinstimmung zwischen diesen und den von mir für die Fische gefundenen Werten ist in den hier in Betracht kommenden Punkten eine überraschende.

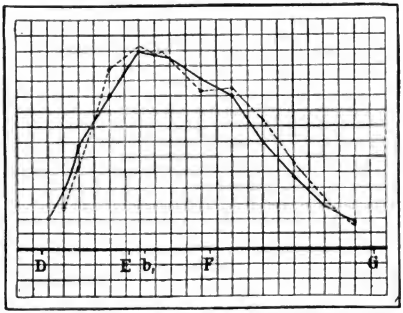


Fig. 5. Kurven der relativen Helligkeiten der homogenen Lichter für das total farbenblinde und für das normale dunkeladaptierte Menschenauge (nach HERING).

Aus den bisher mitgeteilten Untersuchungen ergibt sich folgendes: Für die in Rede stehenden See- und Süßwasserfische liegt die hellste Stelle des Spektrums in der Gegend des Gelbgrün bis Grün. Die Helligkeit nimmt für sie von hier gegen das langwellige Ende rasch ab und ist schon in der Gegend des Gelb wesentlich kleiner als in der Gegend des Gelbgrün bis Grün; die gelbroten und roten Strahlen des Spektrums haben für diese Fische nur einen sehr kleinen Helligkeitswert. Nach dem kurzwelligen Ende von der Gegend des Gelbgrün bis Grün nimmt gleichfalls die Helligkeit des Spektrums für sie ab, doch weniger rasch als nach dem langwelligen.

Die Fische verhielten sich also bei allen meinen Untersuchungen annähernd (oder genau) so, wie total farbenblinde Menschen bei jeder und wie normale dunkeladaptierte Menschen bei herabgesetzter Lichtstärke sich verhalten würden, die, unter entsprechende Verhältnisse gebracht, nach den jeweils für sie hellsten Stellen strebten.

Die bisher beschriebenen Beobachtungen nahm ich aus Gründen, die zum Teile aus dem Folgenden erhellen, an solchen Fischen vor, die vor Beginn des Versuches längere Zeit dunkel gehalten waren. Benützt man Fische, die vorher längere Zeit stärkerem Lichte ausgesetzt gewesen waren, so zeigen sie in einem lichtschwächeren Spektrum, in dem aber lange dunkel gehaltene Tiere sich schon im Gelbgrün bis Grün sammeln, zunächst noch keine deutlich ausgesprochene Schwimmrichtung; wird aber die Lichtstärke des Spektrums genügend erhöht, so schwimmen jetzt auch die vorher lange belichtet gewesenen

Digitized by Google

Fische nach der Gegend des Gelbgrün bis Grün, ähnlich wie es die vorher dunkel gehaltenen auch in lichtschwächeren Spektren tun. Auch für sie ist also das Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten, und seine Lichtstärke nimmt von da gegen das Rot hin rasch, gegen das Blau und Violett langsamer ab. Zuweilen hatte ich den Eindruck, daß bei solchen lange belichtet gewesenen Tieren die Zahl nach dem Blau und Violett hin etwas rascher abnahm als bei den lange dunkel gehaltenen, doch war dieser Befund nicht konstant, der Unterschied häufig auch nur unbedeutend (s. u.).

Für die uns beschäftigenden Fragen war es von Wichtigkeit, nicht nur über die relativen Helligkeiten der verschiedenen farbigen Lichter für das Fischauge Aufschluß zu bekommen, sondern, soweit möglich, auch darüber, ob die Helligkeit, in der ein bestimmtes Licht dem Fischauge erscheint, eine wesentlich andere ist als die, in welcher wir es unter gleichen Bedingungen sehen. Es wäre ja z. B. nicht undenkbar, daß bei unseren Fischen verhältnismäßig viel größere Lichtstärken erforderlich wären als bei uns, um eine eben merkliche Lichtwahrnehmung auszulösen; wenn das der Fall wäre, so würden die bei den bisher besprochenen Versuchen benützten, uns ziemlich hell erscheinenden farbigen Lichter auf die Fische ähnlich wirken können, wie etwa die Lichter eines sehr lichtschwachen Spektrums auf unser Auge, und es wäre denkbar, daß auf solche Weise die von mir für die Fische gefundene Helligkeitsverteilung im Spektrum erklärt werden könnte. Freilich mußte solches schon deshalb wenig wahrscheinlich sein, weil ich, wie erwähnt, bei sehr verschiedenen Lichtstärken der Reizlichter, also bei entsprechend verschiedenen Adaptationszuständen meiner Fische stets im wesentlichen ähnliche oder gleiche Ergebnisse erhalten hatte. Immerhin schienen einschlägige Versuche wünschenswert, die auch in anderer Hinsicht von Interesse sein mußten und die in der Tat die Unhaltbarkeit der eben angedeuteten Möglichkeit eindringlich dartun. Ich ging zu dem Zwecke so vor, daß ich die schwächsten Reizlichter bestimmte, die eine deutliche Ansammlung der Fische im belichteten Bassinteile hervorzurufen imstande waren. Diese Versuche wurden bei möglichst verschiedenen Adaptationszuständen angestellt und führten somit gleichzeitig zur messenden Bestimmung des Umfanges der adaptativen Aenderungen im Fischauge.

Zu diesen Messungen, auf die wir später mehrfach zurückkommen werden, bediente ich mich der folgenden Vorrichtung: Im Innern eines mit mattschwarzem Tuchpapier ausgeschlagenen Tunnels von 3 m Länge war eine fünfkerzige Mattglasbirne *L* meßbar verschieblich. Sie belichtete eine mattweiße Fläche *F*, die am Ende des Tunnels unter einem Winkel von 45° zu dessen Achse aufgestellt war; das von dieser Fläche diffus zurückgeworfene Licht gelangte durch einen entsprechenden Ausschnitt

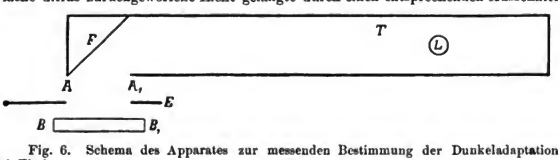


Fig. 6. Schema des Apparates zur messenden Bestimmung der Dunkeladaptation bei Fischen.

Digitized by Google

AA, in der gegenüberliegenden Tunnelwand zu dem hier passend aufgestellten Parallelwandbassin *BB*,. Die Lichtstärke der weißen Fläche konnte teils durch Verschieben der Lampe, teils durch einen passend vor dem Ausschnitte aufgestellten Episcotister *E* innerhalb weiter Grenzen beliebig meßbar variiert werden. Ich bestimmte jeweils die kleinste Lichtmenge, die noch deutliche Wirkung auf die Schwimmrichtung der Fische zeigte, bei einem Teile der Versuche so, daß ich einen schwarzen Karton von der Seite her vor das Bassin schob und feststellte, ob die Fische nach dem unbedeckten Teile schwammen; in der Regel aber drehte ich in verschiedenen Versuchen wiederholt das Bassin um 30—40° um seine vertikale Achse und konnte nun leicht ermitteln, ob die Mehrzahl der Fische regelmäßig bei Stellungsänderung des Bassins Kehrt machte und wieder in der Richtung nach der hellen Fläche schwamm.

Aus zahlreichen derartigen Messungen ergibt sich im wesentlichen folgendes: Bringt man Fische, die im Hellen gestanden hatten, rasch im Dunkelzimmer vor den Apparat und ermittelt in einer Reihe von Versuchen die geringste eben deutlich auf sie wirkende Lichtstärke, so zeigt sich, daß schon nach $^1/_2$—1 Minute Dunkelaufenthalt wesentlich geringere Lichtstärken zur Ansammlung im hellen Bassinteile führen als unmittelbar nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle; nach 15—20 Minuten Dunkelaufenthalt ist die Lichtempfindlichkeit der Fische oft um das Vielhundertfache, ja um mehr als das Tausendfache größer als unmittelbar nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle.

Es läßt sich somit zeigen, daß, ähnlich wie beim Menschen, bei allen bisher von mir darauf untersuchten Tieren und bei den Siphonen von Muscheln (s. d.), die Lichtempfindlichkeit auch bei den Fischen unmittelbar nach Eintritt aus dem Hellen ins Dunkle zunächst rasch, weiterhin langsamer zu beträchtlicher Höhe ansteigt.

Wie überraschend geringe absolute Lichtstärken genügen können, um bei dunkeladaptierten Fischen eine Ansammlung herbeizuführen, zeigt das folgende Beispiel. Hatte ich den Ausschnitt an meinem Apparate mit einem blauen Kobaltglase verdeckt, so daß die Fische von frei blauem Lichte bestrahlt wurden, so schwammen sie auch dann noch lebhaft zu der blauen Fläche hin, wenn deren Lichtstärke so weit herabgesetzt war, daß sie meinem dunkeladaptierten Auge nur noch farblos grau erschien.

Da ich andererseits zeigen konnte, daß innerhalb eines großen Gebietes der absoluten Lichtstärken die Empfindlichkeit meiner Fische für Lichtstärkenunterschiede der unsrigen offenbar ähnlich oder gleich ist, so folgt, daß die für uns hohen Lichtstärken für die Fische nicht relativ geringe Reizwerte haben können, womit die vorher erörterte Möglichkeit als unhaltbar erwiesen ist. —

Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Auge der Fische und dem menschlichen besteht darin, daß bei ersteren unter dem Einflusse der Belichtung das Netzhautpigment zwischen den perzipierenden Elementen nach vorn, bei Verdunkelung wieder zurück wandert, während solches beim Menschen nicht der Fall ist (Genaueres vgl. Abschnitt III). Es ist leicht ersichtlich, daß die den optischen Empfangsapparat im Fischauge treffenden Lichtmengen durch Vorrücken des Pigmentes infolge Absorption an letzterem verringert, durch Zurückziehen vermehrt werden, auf diese Weise also eine rein physikalische Anpassung an verschiedene Lichtstärken erfolgt, ähnlich so, wie unser Auge durch Verengerung und Erweiterung der

Digitized by Google

Pupille einer gewissen physikalischen Anpassung fähig ist. Wie diese letztere („pupillare") Adaptation nur einem verhältnismäßig kleinen Bruchteile der gesamten adaptativen Aenderungen entspricht, deren wir überhaupt fähig sind, ebenso bildet jene durch die Pigmentwanderung bedingte Adaptation nur einen Bruchteil der gesamten adaptativen Aenderungen im Fischauge; dies ergibt sich unter anderem schon aus der Berücksichtigung der folgenden zeitlichen Verhältnisse: das außenständige Pigment des Dunkelauges ist erst nach einige Minuten dauernder Belichtung in größerem Umfange nach vorn gewandert und braucht ebenso einige Minuten Zeit, um bei Verdunkelung wieder ausgiebiger zurückzuwandern, während umfangreiche adaptative Aenderungen innerhalb wesentlich kleinerer Zeiträume vor sich gehen, wie mit meinen messenden Methoden unschwer nachzuweisen ist.

Es erhob sich die Frage, ob diese Vorwanderung des Pigmentes von nachweislichem Einflusse auf die Zusammensetzung des terminalen Lichtes im Fischauge ist (als „terminales" bezeichnen wir nach E. Hering das bis zur lichtempfindlichen Schicht der Netzhaut vorgedrungene Licht).

Wenn für die Helligkeitswahrnehmung der Fische neben jenem Lichte, das in der Richtung der Achse der perzipierenden Elemente zu deren Außengliedern gelangt und daher von der Pigmentwanderung in der Hauptsache unabhängig ist, auch noch solche Strahlen wesentlich in Betracht kommen, die das (in dünnen Schichten gelblich, in dickeren bräunlich erscheinende) Pigment in mehr oder weniger großem Umfange durchsetzt haben, bevor sie zum optischen Empfangsapparate gelangen, so werden bei Fischen mit innenständigem Pigment die kurzwelligen Lichter verhältnismäßig stärker absorbiert werden müssen, als die langwelligen. War also z. B. für Fische mit außenständigem Pigment eine Helligkeitsgleichung zwischen einem für uns blauen und roten Lichte hergestellt, so wird, falls eine Absorption der genannten Art wirklich in nennenswertem Umfange statthat, für Fische mit innenständigem Pigment die dem Blau entsprechende Hälfte dunkler erscheinen als die dem Rot entsprechende usw. Versuche, die ich (1911) mit einem Rot und Blau von kontinuierlich und meßbar variabler Lichtstärke an meinen photometrischen Vorrichtungen anstellte, ergaben die Richtigkeit meiner Vermutung: hatte ich die Lichtstärken des Rot und des Blau so gewählt, daß Fische mit außenständigem Pigment sich angenähert gleichmäßig in beiden Hälften verteilten, so sammelten die Fische mit innenständigem Pigment sich alle oder fast alle im Rot; um für diese eine Gleichung mit dem Blau herzustellen, mußte die Lichtstärke des letzteren bei den benützten Glaslichtern um das 6—8-fache höher gemacht werden als für Fische mit außenständigem Pigment.

Schon aus der ganzen Anordnung dieser Versuche geht für den mit der Farbenlehre Vertrauten genügend hervor, daß die mitgeteilten Erscheinungen nichts mit dem Purkinjeschen Phänomen zu tun haben. Besonders eindringlich läßt sich dies auch für den Laien dartun durch den Nachweis, daß die geschilderte Verteilung der Fische innerhalb weiter Grenzen von den absoluten Lichtstärken unabhängig ist.

Ein Versuch möge als Beispiel genügen: Ich brachte Tiere mit außenständigem Pigment vor die photometrische Vorrichtung (s. Fig. 6a), während die beiden Lampen

Digitized by Google

L_1 und L_2 sich in 115 cm Abstand befanden und der Episcotister E mit einem Ausschnitte von nur 1—2° rotierte. Vor den farbigen Flächen B und R war ein Schirm aus Oelpapier angebracht. Für den durch das Bassin A blickenden Beobachter erschienen bei diesen geringen Lichtstärken die beiden farbigen Flächen nahezu farblos, die blaue deutlich heller als die rote; die Fische schwammen sofort in die blau bestrahlte Hälfte. Durch rasches Entfernen des Episcotisters und Annähern beider Lampen auf 57 cm wurden innerhalb weniger Sekunden die Lichtstärken beider Flächen um mehr als das 700-fache erhöht; das Rot erschien mir jetzt fast leuchtend hell, das Blau beträchtlich dunkler, die Fische blieben aber wie vorher im Blau. Weiter konnte ich auf diesem Wege zeigen, daß die für die Fische mit außenständigem Pigment bei sehr geringen Lichtstärken hergestellten Gleichungen auch bei den höchsten hier benützten Lichtstärken für sie noch stimmten.

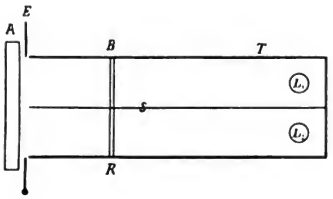


Fig. 6a. Schema der photometrischen Vorrichtung. L_1, L_2 verschiebliche Nernstlampen, B, R blaues bezw. rotes Glas, E Episcotister, A Bassin für die Tiere, T Tunnel, durch die Scheidewand S in zwei Hälften geteilt.

Hier ist also durch einen und denselben für Fische und Menschen gleichzeitig angestellten Versuch gezeigt, daß, während die infolge der Aenderung der Lichtstärken und des Adaptationszustandes eintretenden, dem PURKINJEschen Phänomen entsprechenden Helligkeitsänderungen für den normalen Menschen eindringlich in Erscheinung traten, bei den Fischen davon nicht das geringste nachzuweisen war, obschon diese auch auf sehr kleine Helligkeitsunterschiede durch ihre charakteristische Verteilung deutlich reagierten. In weiteren Versuchen zeigte ich, daß die Helligkeitsgleichungen zwischen roten und blauen Glaslichtern, die für lange dunkel gehaltene Fische hergestellt waren, auch noch zutrafen, nachdem diese etwa 1 Minute im Hellen gestanden hatten. Umgekehrt waren für Fische, die erst lange Zeit im Hellen, dann 3 Minuten im Dunkeln gestanden hatten, die relativen Helligkeitswerte der benützten blauen und roten Lichter noch ähnliche oder fast die gleichen, wie für lange hell gehaltene Tiere unmittelbar nach Einbringen ins Dunkle.

Messende Untersuchungen am Spektrum in der oben (p. 51) angegebenen Weise lehrten, daß auch für die Fische mit innenständigem Pigment das Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten ist und daß auch für sie zur Gleichung mit dem angenähert reinen Gelb die Lichtstärke des Vergleichslichtes kaum mehr als halb so groß sein muß, wie zur Gleichung mit dem für sie hellsten gelblichen Grün. Für das angenähert reine Blau fand ich, in Uebereinstimmung mit dem vorher für farbige Glaslichter Festgestellten, daß zur Herstellung einer Gleichung mit einem gelblichroten Vergleichslichte bei Fischen mit innenständigem Pigment dem Blau eine größere Lichtstärke gegeben werden mußte, als bei solchen mit außenständigem Pigment; für das in meinen Versuchen benützte spektrale Blau war zur Herstellung einer Gleichung bei ersteren durchschnittlich eine ungefähr 4mal größere Lichtstärke nötig als bei letzteren.

Digitized by Google

Für unsere Auffassung vom Sehen der Fische ist von den mitgeteilten Befunden besonders folgendes wichtig: Auch für Fische, die lange im Hellen gestanden hatten, liegt das Maximum der Helligkeit im Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün, also da, wo auch für den total farbenblinden Menschen das Maximum liegt. Die etwa dem Gelb entsprechende Gegend des Spektrums, die für das normale helladaptierte Menschenauge bei mittleren und höheren Lichtstärken die hellste ist, hat für die Fische mit innenständigem wie für die mit außenständigem Pigment bereits wesentlich geringere Helligkeit, als die des Gelbgrün bis Grün. Im Blau und Violett sinkt für die Fische mit innenständigem Pigment entsprechend der hier größeren Absorption des kurzwelligen Lichtes die Helligkeitskurve etwas steiler ab als für die mit außenständigem Pigment.

Ueber die biologische Bedeutung unserer Befunde genüge hier folgendes: Solange die Fische sich in größeren Tiefen aufhalten, in welche vorwiegend kurzwellige Strahlen dringen, wird das Pigment infolge der hier schon geringeren allgemeinen Lichtstärke mehr oder weniger außenständig und daher die volle Ausnützung des kurzwelligen Lichtes möglich sein. Schwimmen die Fische näher zur Oberfläche, so wandert das Pigment infolge der hier größer werdenden Gesamtlichtstärke mehr oder weniger weit nach innen vor; der jetzt verhältnismäßig stärkeren Absorption des kurzwelligen Lichtes durch das Pigment steht nunmehr die ausgiebigere Wirkung der langwelligen Strahlen gegenüber, die in den oberflächlichen Wasserschichten weniger geschwächt zum Sehorgan gelangen. Das Vorwandern des Pigmentes wirkt hier im wesentlichen ähnlich, wie etwa Vorsetzen eines passenden gelben Schutzglases vor das Auge.

Im weiteren Verlaufe meiner Untersuchungen schlug ich noch einen zweiten, von dem zuerst begangenen unabhängigen Weg ein, um Aufschluß über den Lichtsinn bei Fischen zu bekommen. Ich versuchte, ob es vielleicht möglich wäre, Gleichungen für die Fische in der Weise herzustellen, daß ich farbige Objekte auf farbigen oder farblosen Grund von gleichem farblosen Helligkeitswerte brachte, sodaß sie zwar für den normalen Menschen infolge der Verschiedenheit der Farbe von Objekt und Grund leicht und deutlich, aber für den total Farbenblinden auf dem ihm gleich erscheinenden Grunde kaum oder gar nicht sichtbar waren.

Es war bisher nicht versucht worden, die uns beschäftigenden Fragen aus solchen Gesichtspunkten in Angriff zu nehmen; einige früher mit farbigen Ködern angestellte Versuche sind, wie das Folgende zeigt, für die Frage nach einem Farbensinne bei Fischen nicht zu verwerten.

Es ist bekannt, daß Angler gern mit farbigen Ködern fischen; aus dem Umstande, daß manche Fische zuerst bzw. vorwiegend den roten Köder nehmen, andere den blauen oder grünen, schloß man vielfach, die Fische müßten Farbensinn haben. Im wesentlichen der gleichen Methode mit den gleichen irrigen Schlußfolgerungen begegnen wir in den folgenden, hier kurz zu besprechenden Arbeiten.

Zolotnitzky (1901) klebte an die Bassinwand von Fischen, die sonst mit dunkelroten *Chironomus*-Larven gefüttert wurden, weiße, grüne, gelbe und rote Wollfäden von der Größe und Farbe solcher Larven. Die Fische schwammen an den weißen und grünen Fäden vorbei, an den gelben hielten sie vorübergehend an, die

Digitized by Google

gefräßigsten unter ihnen suchten sie zu fassen, während alle Fische lebhaft auf die roten Wollfäden zuschwammen. REIGHARD fütterte (1908) einen Schnappfisch (*Lutianus griseus*) mit kleinen, silberweißen Atherinen, die, in 7 verschiedenen Farben künstlich gefärbt, vom Schnappfisch gefressen wurden, doch aber so, daß bei gleichzeitiger Verfütterung von weißen und blauen Fischen meist zuerst die weißen genommen wurden, bei gleichzeitiger Verfütterung von blauen und hell- oder dunkelroten oder gelben die blauen zuerst, während zwischen blauen und grünen Fischen kein Unterschied gemacht wurde. WASHBURN und BENTLEY (1906) versahen zwei Pinzetten mit je einem roten bzw. grünen und blauen Stäbchen und fütterten ihren Fisch (*Semotilus atromacul.*) eine Zeitlang vom roten Stäbchen aus, so daß er an dieses gewöhnt wurde. Er schwamm nun bei späteren Versuchen anfangs fast immer zuerst auf das rot gefärbte Stäbchen zu, dessen Rot bei den ersten Versuchen dem normalen Menschenauge etwas dunkler, bei späteren aber für die gewöhnliche Betrachtung etwas heller erschien als das Grün. Bei weiteren Versuchen wurde ein Blau benutzt, das dem normalen Menschenauge ungefähr ebenso hell erschien wie das Rot usw.

Der von Laien in der Farbenlehre aus solchen Versuchen gezogene Schluß, die Fische müßten Farbensinn haben, entbehrt, wie leicht ersichtlich, der Begründung. Denn mit diesen Methoden wird ja nur aufs neue festgestellt, was man schon lange wußte, daß verschiedenfarbige Lichter verschieden auf die Fische wirken können. Die uns allein interessierende Frage, ob für uns durch ihre Farbe verschiedene Lichter für die Fische vielleicht allein durch ihren farblosen Helligkeitswert verschieden sind, ist bisher nie aufgeworfen worden; sie konnte nicht in Angriff genommen werden, solange alle Kenntnis von den Helligkeitswerten farbiger Lichter für das Fischauge fehlte.

Die Analyse der drei erwähnten Arbeiten aus den neuen Gesichtspunkten führt, wie ich an anderer Stelle (1910) eingehender dargetan habe, zu dem bemerkenswerten Ergebnisse, daß die Befunde REIGHARDS fast überraschend genau dem entsprechen, was nach meinen Untersuchungen zu erwarten war, sofern *Lutianus* sich im wesentlichen so verhält, wie die von mir untersuchten Fische oder wie ein total farbenblinder Mensch. Aehnliches gilt für die Versuche von ZOLOTNITZKY und von WASHBURN und BENTLEY.

Die Untersuchungen dieser Forscher bringen somit nicht nur keinen Beweis für das Vorhandensein von Farbensinn bei Fischen, sondern entsprechen durchaus dem, was zu erwarten ist, wenn die Sehqualitäten der letzteren jenen des total farbenblinden Menschen ähnlich oder gleich sind.

Ich hatte schon früher angedeutet, in welcher Weise Versuche mit farbigen Ködern angestellt werden müßten, um wissenschaftlich verwertbar zu sein. Die einschlägigen Verhältnisse, die ich inzwischen (1911) insbesondere an *Mugil* und an Ellritzen genauer verfolgt habe, mögen zunächst an dem Beispiel der ZOLOTNITZKYschen Versuche erläutert werden. (Auch hier muß ich wegen der Einzelheiten auf meine früheren Darstellungen verweisen.)

Klebte ich, wie jener Autor es tat, farbige Fäden von Form und Größe der auch von mir zunächst als Futter benützten *Chironomus*-Larven so an die Aquariumwand, daß die Fische sie im auffallenden Lichte vor einer gleichmäßig hellgrauen Wand sahen, so gingen sie an den weißen und hellgelben Attrappen vorbei und schossen auf die dunkelroten los; bot ich nun aber neben den farbigen farblos graue Attrappen von verschiedener Helligkeit, so schwammen die Fische

Digitized by Google

ebenso wie auf die roten auch auf dunkel graue, schwarze, dunkelblaue und dunkel grüne Fäden. Klebte ich nebeneinander in einem gegenseitigen Abstande von 2—3 cm einen roten und einen dunkel grauen, fast schwarzen Faden an die Aquariumwand, so schossen die Fische ebenso häufig nach der schwarzen wie nach der roten Attrappe usw. Schon so läßt sich also die Irrigkeit der ZOLOTNITZKYschen Auffassung dartun.

Ein anderes von mir gelegentlich benütztes Verfahren sei hier kurz erwähnt, weil es vielleicht helfen kann, zur Beseitigung verbreiteter Irrtümer über den Wert farbiger Köder bei der Angelfischerei beizutragen. Ich brachte die Attrappen (farbige Fäden von Form und Größe der *Chironomus*-Larven) zwischen zwei Glasplatten von 13 × 18 cm, die ich durch schmale, um drei Seiten gelegte Heftpflasterstreifen verband; bei Eintauchen in das Bassin füllte sich der Zwischenraum zwischen den Platten mit Wasser, und da das Glas fast unsichtbar war, schienen die Attrappen frei im Wasser zu schweben; durch Bewegung der Platten konnten die Bewegungen der Larven einigermaßen nachgeahmt werden. Indem ich nun an die entsprechende Außenwand des Aquariums weiße, graue oder schwarze Kartons brachte, konnte ich die Attrappen leicht auf einem Grunde von gewünschter Lichtstärke sichtbar machen. Auch hier ergab sich in zahlreichen Versuchen, daß die an dunkelrote *Chironomus*-Larven als Futter gewöhnten Fische nach allen Attrappen schnappten, die sich genügend dunkel vom helleren Grunde abhoben; die Farbe der Attrappen war dabei ohne nachweislichen Einfluß.

Nach mir zugegangenen Zuschriften aus Anglerkreisen sind bei diesen die Meinungen über den Wert farbiger Köder noch sehr geteilt: Einige glauben fest an einen solchen, während es in einer anderen Zuschrift heißt, daß die Forelle „weniger auf die Farbe der Fliege, als auf das kunstgerechte Vorlegen derselben reagiert.... Vom Farbensinne der Fische oder, besser gesagt, der Vorliebe für bestimmte Farben halte ich nicht viel".

Nach diesen Feststellungen konnte ich zu dem wichtigsten Teile meiner neuen Untersuchungen gehen: ich versuchte, in der oben angedeuteten Weise für die Fische Helligkeitsgleichungen zwischen Objekt und Grund herzustellen.

Falls die Sehqualitäten der Fische ähnliche oder die gleichen sind, wie die des total farbenblinden Menschen, so war, wie ich vorher andeutete, zu erwarten, daß solche Attrappen, die auf einem Grunde von gleichem farblosen Helligkeitswerte in geeigneter Weise sichtbar gemacht werden, sich von diesem Grunde für die Fische wie für den total farbenblinden Menschen verhältnismäßig wenig oder aber gar nicht abheben, d. h. ganz oder nahezu unsichtbar sind, auch wenn sie für ein farbentüchtiges Menschenauge durch ihre Farbe sich von dem andersfarbigen Grunde aufs deutlichste und leicht sichtbar abheben. Durch ihr verschiedenes Verhalten gegenüber den verschiedenen Attrappen geben die Fische auf die uns beschäftigenden Fragen genügend Antwort. Die Methoden, deren ich mich vorzugsweise bediente, bestanden in folgendem: Als Attrappe dient ein kleiner, leicht gekrümmter Streifen farbigen oder hell- bzw. dunkelgrauen (nicht glänzenden) Papiers von Form und Größe der *Chironomus*-Larven, der auf einem großen, gleichmäßigen Grunde von farbigem oder farblosem, gleichfalls nicht glänzenden Papier möglichst sorgfältig glatt aufgeklebt wird. Diese große Fläche hielt ich so vor eine Wand des Aquariums, daß sie für die Fische gut belichtet war, und konnte durch entsprechende Bewegungen der Fläche die Bewegungen und

Digitized by Google

das Sinken der Larven einigermaßen nachahmen. Mit dieser und der folgenden Methode wird es möglich, die Versuche auf das mannigfachste zu variieren. Indem ich für jede Kombination von Attrappe und Grund den farblosen Helligkeitswert der benützten farbigen Papiere nach den bekannten Methoden EWALD HERINGS bestimmte, ließen sich nun auch diese Untersuchungen in einer den Prinzipien der wissenschaftlichen Farbenlehre entsprechenden Form vornehmen.

Hier seien nur einige wenige von meinen früher (1911) ausführlicher mitgeteilten Beobachtungen wiedergegeben.

Auf mattweißem Grunde ist eine dunkelrote Attrappe befestigt; die Fische schießen lebhaft auf sie los, in gleicher Weise auch auf dunkelgraue, dunkelblaue, -grüne oder -gelbe Attrappen auf weißem oder hellgrauem Grunde. Auf einem für mich leuchtend roten Grunde ist eine dunkelgraue Attrappe von angenähert gleichem farblosen Helligkeitswerte befestigt, die für unser normales Auge bei Tagesbelichtung fast schwarz erscheint und sich lebhaft vom roten Grunde abhebt. Die Fische bemerken nichts von ihr, sie verhalten sich nicht anders, als wenn ihnen eine gleichmäßig rote oder schwarze Fläche geboten wird. Auf einem frei gelben Grunde wird eine blaue Attrappe von gleichem oder ähnlichem farblosen Helligkeitswerte sichtbar gemacht, die für uns dunkelblau erscheint und sehr deutlich sichtbar ist; die Fische schwimmen an ihr vorbei, ohne sie zu bemerken, während sie auf eine dunkler blaue oder schwarze Attrappe auf dem gleichen gelben Grunde lebhaft losfahren. (Die Verschiedenheiten der Blauabsorption im Fischauge bei innen- bzw. außenständigem Pigment machen sich bei diesen und den folgenden Versuchen nicht in einer das Ergebnis beeinträchtigenden Weise geltend; ich habe an anderer Stelle die einschlägigen Verhältnisse eingehender auseinandergesetzt.)

Weiter arbeitete ich eine Versuchsanordnung aus, durch die es möglich wird, Farbe und Helligkeit der auf gleichmäßig farbigem Grunde sichtbar gemachten Attrappen kontinuierlich zu variieren und damit die Versuche noch mannigfacher zu gestalten. Die Methode, die ich früher ausführlich beschrieben habe, führte zu dem gleichen Ergebnisse, wie die zuerst beschriebene.

Der außerordentlich geringe Helligkeitswert, den rote Reizlichter auch für die neuerdings von mir untersuchten Fische haben, ließ sich durch einfache und überraschende Versuche für *Mugil* und Ellritzen unter anderem in folgender Weise dartun: Belichtet man im Dunkelzimmer ein Aquarium mit rotem Lichte, indem man etwa vor eine passend aufgestellte Nernstlampe ein rotes Glas hält, so, daß der weiße Sandboden des Aquariums für uns hell rot erscheint, und bringt auf diesen z. B. einen kleinen sich lebhaft bewegenden Wurm, so nehmen die Fische ihn nicht wahr, obschon er für uns aufs deutlichste sichtbar ist. Ersetzt man aber das rote Glas vor der Lichtquelle durch ein frei blaues, uns viel dunkler erscheinendes, so schießen die Fische sofort auf den Wurm los; sie verlieren ihn wieder, sobald das blaue Glas wieder durch ein rotes ersetzt wird. (Der Versuch lehrt auch eindringlich, daß hier unsere Fische bei der Nahrungsaufnahme wesentlich durch das Gesicht geleitet werden und das Geruchsorgan in diesem Falle keine nennenswerte Rolle spielen kann.)

In allen meinen Versuchen schwammen die Fische nach den Attrappen, wenn diese sich in ihrem farblosen Helligkeitswerte wesentlich vom Grunde unterschieden, dagegen ließen sie sie im allgemeinen unbeachtet, wenn dieselben angenähert gleichen farblosen Helligkeitswert wie der Grund hatten, also dem total farbenblinden Menschen-

Digitized by Google

auge letzterem ähnlich oder gleich erschienen und daher für ein solches Auge kaum oder gar nicht sichtbar waren. Die Farbe, in welcher die Attrappe dem normalen helladaptierten Menschenauge bei gewöhnlicher Beleuchtung erschien, war bei allen diesen Beobachtungen ohne nachweislichen Einfluß auf das Verhalten der Fische.

Sämtliche, von mir auf mehreren verschiedenen Wegen ermittelte Tatsachen würden in Einklang stehen mit der Annahme, daß die untersuchten Fische total farbenblind seien; ja, nach einer solchen Annahme hätte man die von mir gefundenen Tatsachen in allen Einzelheiten voraussagen können.

Daß aus meinen Befunden an einigen Fischarten noch nicht auf gleiches Verhalten bei allen andereren geschlossen werden darf, hob ich schon hervor. Von der systematischen Untersuchung möglichst vieler Arten auf den hier vorgeschlagenen Wegen dürften wertvolle Ergebnisse zu erwarten sein. (Ob die Sehqualitäten bei Wassersäugern wesentlich andere sind, als bei den Fischen, wird sich vielleicht in der angedeuteten Weise, vielleicht auch durch Untersuchung des Pupillenspieles bei geeigneten Arten feststellen lassen.)

Graber brachte (1884, 1885) verschiedene Fischarten (von Süßwasserfischen *Alburnus, Cobitis barbatula*, von Seefischen *Gasterosteus spinachia* und zum Teil *Syngnathus acus*) in Behälter, die zur einen Hälfte belichtet, zur anderen verdunkelt oder zur einen Hälfte mit rotem, zur anderen mit blauem Glaslichte bestrahlt waren. Nach $^1/_2$ Stunde waren im allgemeinen in der verdunkelten Hälfte etwas mehr Fische als in der belichteten, in der roten etwas mehr als in der blauen. Daß solche Versuche schon deshalb keinen Wert für unsere Fragen haben können, weil über das benützte Rot und Blau keine genügenden Angaben gemacht sind, bedarf keiner Betonung. Es ist auch nicht zweckmäßig, nur zu ermitteln, wie die Tiere verteilt sind, wenn sie $^1/_2$ Stunde in ihrem Behälter gewesen waren, denn gerade ihr Verhalten in den ersten Augenblicken einer Belichtungsänderung gibt oft wichtige Anhaltspunkte zur Beurteilung. Daher habe ich bei meinen Methoden besonderen Wert auf kontinuierliche variable Belichtung gelegt und das Verhalten der Tiere während solcher Aenderungen beständig verfolgt. Graber fand die von ihm untersuchten Fischarten alle lichtscheu. Im Gegensatze hierzu habe ich unter den von mir untersuchten Fischarten bisher noch keine einzige lichtscheue gefunden; einzelne Arten schienen indifferent, die meisten gingen (wenigstens die Jugendformen) lebhaft zum Lichte.

Graber meinte, daß seine Fische „rothold" seien und daß „die Farbenlust vom roten gegen das blaue Spektrumende stetig abnimmt". Seine Anschauungen von einer „spezifischen Reizwirkung" bestimmter Farben hat neuerdings Bauer (1910) übernommen; die Unhaltbarkeit seiner Auffassung läßt sich mit meinen Methoden leicht dartun; kann man doch, wie ich zeigte, durch passende Abstufung der Lichtstärken der roten und blauen Lichter jederzeit die angebliche „Rotscheu" der Fische in „Rotvorliebe", eine gleichzeitige Blauvorliebe in Blauscheu verwandeln oder aber völlige Gleichgültigkeit der Fische gegenüber beiden Farben herbeiführen.

Bauers Versuche über das „Farbenunterscheidungsvermögen" der Fische sind ohne Kenntnis der Farbenlehre in unzulänglicher Weise ausgeführt, seine Beobachtungen wie auch seine Angaben über die Befunde Anderer sind großenteils unrichtig; es ist nicht wohl erforderlich, hier auf dieselben einzugehen (vgl. Hess, 1910, 1911). Weiter hat Bauer (1909) im Anschlusse an meine ersten Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen einige Versuche gemacht, durch die er „den objek-

Digitized by Google

tiven Nachweis des sukzessiven Helligkeitskontrastes bei Fischen" erbracht zu haben meint. Er gibt an, die von ihm benützten Fische (*Smaris alcedo*), von welchen er schreibt, sie zeigten positive Phototaxis, würden negativ phototaktisch, wenn die Assimilation in ihrem Sehorgan die Dissimilation überwiege. Er gründet diese seine Angabe auf die Meinung, daß uns das negative Nachbild weißgereizter Netzhautstellen am schwärzesten erscheine bei Fixieren einer dunklen Wand; die ist aber unrichtig, denn das fragliche negative Nachbild erscheint uns bekanntlich am schwärzesten, nicht, wenn wir eine dunkle, sondern wenn wir eine helle Wand fixieren; schon damit ist die fragliche Beweisführung Bauers erledigt. Seine Anschauungen von der Bestimmung des Sinnes der Phototaxis durch die assimilatorischen und dissimilatorischen Vorgänge stehen in schroffem Widerspruche zu seiner Angabe, die Fische seien unter ihren gewöhnlichen Lebensbedingungen positiv phototaktisch. Eine weitere Besprechung der Versuche scheint nicht erforderlich, nachdem ich früher (1911) eingehend gezeigt habe, daß sie von irrigen physiologischen Voraussetzungen ausgehen und daß von ihren Ergebnissen der eine Teil den anderen ausschließt; zudem sind diese Ergebnisse in sich unmöglich.

Der üblichen Annahme eines Farbensinnes bei Fischen schließt sich auch v. Frisch (1911) an, zum Teile auf Grund von Angaben Bauers, die ich bereits früher als irrig nachgewiesen habe, zum Teile auf Grund von Versuchen über die Farbänderungen, die manche Fischarten bei Aenderung des Untergrundes zeigen können. Er hielt bunte *Crenilabrus* wochenlang in rotem bzw. in grünem Lichte und fand danach erstere rötlich, letztere grün; er schließt hieraus auf Farbensinn bei den betreffenden Fischen, die Versuche sind aber für die einschlägigen Fragen schon deshalb nicht wohl zu verwerten, weil v. Frisch es versäumte, den unerläßlichen Kontrollversuch anzustellen, wie farblose Reizlichter von gleichem Helligkeitswerte auf die Fische wirken. Ein solcher Kontrollversuch war um so näherliegend, als manche Krebse (*Leander* s. u.), wie Doflein (1910) zeigte, im Dunkeln rot, im Hellen grün werden. Da für alle von mir untersuchten Krebse, ebenso wie für den total farbenblinden Menschen das Rot relativ sehr geringen, das Grün relativ sehr großen Helligkeitswert hat (s. u.), so wird auch *Leander* (sofern er sich hinsichtlich seines Lichtsinnes so wie andere Krebse verhält) hinter einem roten Glase rot, hinter einem grünen grün werden, obschon sein Lichtsinn jenem des total Farbenblinden ähnlich oder gleich ist.

Im Hinblicke auf das Gesagte brachte ich eine Anzahl *Crenilabrus* durch 8 Tage in ein allseits von rubinrotem Glase umgebenes Aquarium in einem hellen Zimmer mit weißen Wänden, eine andere Gruppe der gleichen Fische in einen allseits lichtdicht verschlossenen Behälter unter sonst genau gleichen Bedingungen; nach 8 Tagen waren die dauernd dunkel gehaltenen Fische nicht anders gefärbt, als die dauernd rot gehaltenen. Daraus geht hervor, daß auch v. Frischs *Crenilabrus*-Versuche für die Frage nach einem Farbensinne bei Fischen nicht in Betracht kommen können. Uebrigens zeigten die von mir untersuchten *Crenilabrus*, nachdem ich sie 3 Wochen im Hellen gehalten hatte, keine merklich andere Farbe, als sie nach 8-tägigem Dunkelaufenthalte gezeigt hatten.

Ferner hat v. Frisch für die Ellritze (*Phoxinus laevis*) angegeben, daß diese sich nicht nur der Helligkeit, sondern auch der Farbe des Untergrundes anpasse, indem sie auf gelbem und rotem Grunde ihre gelben Pigmentzellen am ganzen Rücken und an den Seiten, außer-

Digitized by Google

dem rote Pigmentzellen an bestimmten Körperstellen expandiere. Während die Anpassung an die Helligkeit in wenigen Sekunden eintritt, sei die farbige Anpassung bei gut geübten Fischen nach $^1/_2$ Stunde bereits deutlich, bei anderen erst nach vielen Stunden.

Bei diesen Versuchen geht v. Frisch von der Annahme aus, daß die verschiedenen Unterlagen, auf die er die Fische brachte, letzteren gleich hell erscheinen, wenn diese auf ihnen gleich hell aussehen. Die Irrigkeit dieser Annahme ist leicht zu erweisen: ich brachte (1912) Ellritzen auf verschieden graue Flächen, für die ich das Lichtstärkenverhältnis jedesmal photometrisch bestimmte, bzw. auf Unterlagen von kontinuierlich und meßbar variablen Lichtstärken, und konnte so unter anderem nachweisen, daß die auf das hellere Grau gebrachten Tiere im allgemeinen noch keine merklich andere Färbung zeigten, als jene auf dem dunkleren, wenn die Lichtstärke des ersteren auch mehr als 5mal größer war als die des Dunkelgrau. Andererseits hatte ich früher mit messenden Methoden für eine Reihe von Fischen gezeigt, daß Lichtstärkeverschiedenheiten, die sich verhalten wie 1,23 : 1, von ihnen mit Sicherheit wahrgenommen werden. Schon hieraus ergibt sich zur Genüge die Unzulässigkeit des v. Frischschen Schlusses; denn die Fische können gleich gefärbt erscheinen, auch wenn eine Fläche nicht unbeträchtlich lichtstärker ist als die andere; damit fallen aber auch die Schlußfolgerungen, die v. Frisch aus seinen irrigen Voraussetzungen ableitet.

Ich selbst habe mich bei zahlreichen Versuchen mit Ellritzen davon überzeugt, daß die Anpassung ihrer normalerweise gelblichen bis bräunlichen Hautfarbe an die Unterlage nicht entfernt genügend genau erfolgt, um irgendwelche Schlüsse auf Helligkeits- oder gar Farbenwahrnehmung derselben zu gestatten. Ich hatte schon früher wiederholt mit einer Assel (*Idothea tricuspidata*) in ähnlicher Richtung Versuche angestellt, aber auch hier gefunden, daß auf diesem Wege irgend zuverlässige Aufschlüsse über Licht- und Farbensinn bei den fraglichen Tieren nicht zu erhalten sind. Ob es Tiere gibt, die sich in Helligkeit und Farbe dem Grunde für unsere Zwecke genügend genau anpassen, ist bisher nicht bekannt. (Ueber weitere Bedenken, die gegen v. Frischs Versuche zu erheben sind, habe ich an der angeführten Stelle eingehender berichtet.) —

In der letzten Zeit bestätigte Franz (1910) das Vorhandensein der von mir für eine größere Reihe von jungen See- und Süßwasserfischen nachgewiesenen und eingehender untersuchten Phototaxis noch für einige andere Seefische (seine Angabe, ich hätte nur mit *Atherina* gearbeitet, ist irrig). Er beschränkte sich auf Beobachtung mit Tageslicht.

Zu meinen ersten Untersuchungen an Fischen macht Loeb (1911) folgende unrichtige Angabe: „Man darf aber nicht vergessen, daß in diesen Versuchen an Tieren nur die relative orientierende Wirkung der Strahlen auf positiv heliotropische Fische untersucht wurde und nicht die Helligkeitsempfindungen dieser Tiere.“ Loeb übersieht hier einen wesentlichen Teil meiner Untersuchungen: hatte ich doch schon in meinen ersten Versuchen den geringen Helligkeitswert vorwiegend roter Lichter und die Verkürzung des Spektrums am langwelligen Ende auch durch Fütterungsversuche nachgewiesen, bei welchen es sich gerade um Prüfung der Helligkeitswahrnehmungen der Fische handelt. Loebs Behauptung ist schon damit erledigt; doch sei darauf hingewiesen, daß auch alle meine neuerdings mitgeteilten Untersuchungen (1911)

Digitized by Google

mit farbigem Futter auf andersfarbigem Grunde gerade das Studium der Helligkeitswahrnehmungen der Fische zum Gegenstande haben und daß eben durch diese Befunde Loebs Tropismenhypothese endgültig widerlegt ist (vgl. auch den Abschnitt über den Lichtsinn bei Cephalopoden).

Es würde über den Rahmen unserer Aufgabe hinausgehen, wollten wir die Frage nach den Umständen erörtern, auf welche die merkwürdige und in der Tierreihe so weit verbreitete Neigung, zum Hellen zu gehen, zurückzuführen ist. Daß sie nur in Zusammenhang mit den Lebensgewohnheiten der Tiere sich entwickeln konnte, ist wohl so selbstverständlich, daß es keiner besonderen Betonung bedarf. Franz hat neuerdings (1910) die Meinung geäußert, es sei die Phototaxis „nur ein Kunstprodukt des Laboratoriums", „ein Produkt normaler Reflexe unter abnormen Bedingungen", sie sei „immer die Folge einer Erregung, ein Flichenwollen vor Gefahr". „Insbesondere die positive Phototaxis, die häufigste Form unter den gewöhnlichen Versuchsbedingungen, ist ein Fliehenwollen ins Weite." Meine Beobachtungen lassen sich mit einer solchen Auffassung nicht wohl in Einklang bringen.

Bekanntlich nehmen viele Autoren an, daß bei den Wanderungen, die man bei einer großen Zahl von Wassertieren beobachtet, insbesondere bei den täglichen Vertikalwanderungen, die Phototaxis eine wesentliche Rolle spielt; auch in dieser Frage nimmt Franz einen abweichenden Standpunkt ein, doch ist hier nicht der Platz, darauf näher einzugehen.

Daß die von mir gefundenen Eigentümlichkeiten des Lichtsinnes bei Fischen als vortreffliche Anpassung an die besonderen Bedingungen des Lebens im Wasser sich auffassen lassen, ist leicht ersichtlich. Es genüge hier der Hinweis auf folgende Punkte: Der relativ geringe Reizwert langwelliger Lichter findet seine Erklärung in dem Umstande, daß diese Strahlen schon durch Wasserschichten von wenigen Metern großenteils absorbiert werden, also schon aus physikalischen Gründen nur innerhalb eines verhältnismäßig kleinen Bezirkes in nächster Nähe der Oberfläche auf die Meerestiere zu wirken vermögen. Taucht ein Fisch von der Oberfläche des Meeres in die Tiefe, so gelangt er bald in Schichten, die hauptsächlich von kurzwelligen (für unser Auge vorwiegend grün bis blau wirkenden) Strahlen durchsetzt werden, deren Intensität mit zunehmender Tiefe abnimmt. Das Sehen in der zunehmenden Dunkelheit dieser Tiefen wird wesentlich durch die ausgiebige Adaptationsfähigkeit des Auges ermöglicht. Schwimmen die Fische aus den lichtschwächeren Tiefen zur Oberfläche und kommen damit in Gebiete, die verhältnismäßig viel reicher an kurzwelligen Strahlen sind, so kann das Sehorgan dieser größeren Lichtstärke sich bis zu einem gewissen Grade schon vermöge seiner physiologischen Adaptation anpassen. Diese wird unterstützt durch die in gleichem Sinne wirkende physikalische Adaptation infolge Vorrückens des gerade die kurzwelligen Strahlen stark absorbierenden Pigmentes.

Die relativ ausgesprochene grüne bis blaue Färbung, die auch das reinste Meerwasser schon in Schichten von wenigen Metern zeigt, ist der Entwicklung eines dem unsrigen irgend vergleichbaren Farbensinnes bei den Fischen nicht eben günstig. Ein solcher würde für letztere nur von untergeordneter Bedeutung sein können und zur Wahrnehmung von Schmuckfarben oder zur Unterscheidung geeigneter

Digitized by Google

Nahrung wesentlich nur für solche Fische in Betracht kommen, die im allgemeinen nahe der Oberfläche, in Tiefen von weniger als etwa 8—10 m leben: da das reine Wasser, wie schon BUNSEN zeigte, bereits in Schichten von 2 m Dicke deutlich blau erscheint, würden schon in Tiefen von mehr als etwa 8—10 m die Fische, selbst wenn sie einen Farbensinn hätten, ihre Umgebung wesentlich nur in hellerem oder dunklerem Grün bis Blau sehen; Gegenstände, die für uns in Luft rot oder gelb erscheinen, würden auch farbentüchtigen Augen bei wachsendem Abstande von der Oberfläche bald nur noch mehr oder weniger dunkelgrau bis schwarz erscheinen. Ich muß mich hier auf diese kurzen Andeutungen beschränken, möchte aber darauf hinweisen, von wie großem Interesse es sein dürfte, die Fragen nach der Färbung der Fische aus diesen neuen Gesichtspunkten systematisch in Angriff zu nehmen.

F. Amphioxus.

Bei *Amphioxus* sind seit längerer Zeit dunkle Pigmentflecke bekannt, die sich längs des Neuralrohres in wechselnder Menge finden (vgl. Fig. 13, p. 165). HESSE kam (1898) auf Grund eingehender anatomischer Studien zu dem Ergebnisse, daß es sich hier um primitive Sehorgane handelt; ihr Bau ist jenem der Sehorgane bei *Planaria torva* sehr ähnlich (auch bei anderen Wirbellosen, wie Polychäten und Trochophorenlarven, kommen ähnliche Bildungen vor). Sie bestehen aus einer mehr oder weniger tiefen, becherartigen Pigmentzelle und einer in deren Höhlung eingebetteten Sehzelle, aus der ein Nervenfortsatz hervorgeht; auf der dem Pigmente zugekehrten Seite der Zelle ist ein feiner „Stiftchensaum" nachweisbar. Diese „Becheraugen" liegen zu beiden Seiten und nach unten vom Zentralkanal fast unmittelbar an dessen Lumen. Sie bilden in der Längsrichtung des Tieres den Muskelsegmenten entsprechende Gruppen, deren erste sich bei dem 3.—4. Segment findet; in den folgenden zählt man deren bis zu 25, nach hinten zu nimmt ihre Zahl wieder rasch ab und ist in der hinteren Körperhälfte viel kleiner als in der vorderen. Gegen das Schwanzende findet man häufig in einem Segment nur einen oder gar keinen Pigmentfleck. BOVERI hat (1904) in geistvoller Weise gezeigt, wie wir aus diesen primitiven Sehorganen das Wirbeltierauge entstanden denken können.

Die Lichtempfindlichkeit des *Amphioxus* ist zuerst von COLE (1839) beobachtet, später von MÜLLER (1874), NÜSSLIN (1877) u. a. beschrieben worden: Ein Lichtstrahl, der in ein Gefäß mit zahlreichen *Amphioxus* fällt, ruft oft lebhafte Bewegungen bei einer mehr oder weniger großen Zahl der Tiere hervor. NAGEL fand (1892, vgl. 1896), daß diese Reaktion auf Licht fortbesteht, wenn man dem *Amphioxus* die vorderste Körperspitze (an der man früher allein Augen vorhanden glaubte) abschneidet; „ja, selbst von halbierten Lanzettfischen reagieren beide Hälften noch prompt auf Belichtung". Weiter gab NAGEL an, daß plötzliche Beschattung bei *Amphioxus* „eine nur schwache Reaktion bewirkt, die auch oft ausbleibt". Im Gegensatze zu NAGEL fand HESSE (ebenso später PARKER), daß von halbierten Lanzettfischen nur die Vorderenden bei Belichtung Bewegungen ausführen, die Hinterenden aber ruhig liegen bleiben; er bringt dies mit der geringen Zahl der Augen in der hinteren Körperhälfte in Zusammenhang. Nach PARKER (1908) ist bei Bestrahlung mit feinsten

Digitized by Google

Lichtkegeln der Körper von einer nur wenig hinter dem Vorderende gelegenen Stelle an bis zum Schwanzende lichtempfindlich, letzteres sogar in verhältnismäßig hohem Grade; auch PARKER fand in Uebereinstimmung mit HESSE die Reizbarkeit der Verteilung der Pigmentflecke im wesentlichen entsprechend. Bei Bestrahlung des vorderen und mittleren Teiles flieht *Amphioxus* nach PARKER rückwärts, dagegen bei Bestrahlung des Hinterendes nach vorn.

Der auf frühere Beobachtungen gegründeten, verbreiteten Meinung, daß die Lanzettfische allgemein hochgradig lichtempfindlich seien, widerspricht PARKER, indem er zeigt, daß bei derartigen Belichtungsversuchen durch den Lichtstrahl selbst nur verhältnismäßig wenige Exemplare zu den Fluchtversuchen veranlaßt werden. Die allgemeine Unruhe entstehe meist erst dadurch, daß jene einzelnen, vom Lichte aufgescheuchten Tiere durch ihr lebhaftes Umherschwimmen die anderen beunruhigen und mitaufscheuchen. Diesen Angaben kann ich nach vielen eigenen Erfahrungen beipflichten. (Die von ROHON [1882] und und KOHL geäußerte Meinung, die durch Licht ausgelösten Bewegungen der Lanzettfische seien auf strahlende Wärme zu beziehen, bedarf keiner Widerlegung mehr.)

Die Widersprüche in den Angaben über den Grad der Lichtempfindlichkeit des *Amphioxus* erklären sich zum Teile wohl daraus, daß man den Einfluß der Adaptation auf diese nie berücksichtigt hat (s. u.).

Es war bisher nicht versucht worden, das Verhalten der Lanzettfische gegenüber Lichtern von verschiedenen Wellenlängen zu untersuchen. Ich teile im folgenden von den Ergebnissen meiner einschlägigen Untersuchungen das Wesentlichste in Kürze mit.

Bei meinen ersten Beobachtungen (1909) am Spektrum wurden die am Boden eines Bassins mit planparallelen Wänden befindlichen 50—70 Tiere in passender Weise mittels eines rechteckigen, ca. 6 cm hohen, 1 cm breiten beweglichen Spiegels belichtet, der je nach seiner Stellung zu einem lichtstarken Spektrum Strahlen verschiedener Wellenlänge in das Bassin warf.

Mit kleinen zuckenden Bewegungen ging ich vom Rot zum Gelbrot, von Gelbrot zu Gelb usw. bis zum Violett, danach wieder in entgegengesetzter Richtung ins Rot zurück. Diese Bewegungen wurden in zahlreichen Versuchsreihen bei verschiedenen Stellungen des Prismas immer von neuem vorgenommen, so daß in oft wiederholten, von längeren Pausen unterbrochenen Serien schließlich alle den Boden des Gefäßes dicht bedeckenden *Amphioxus* der Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge ausgesetzt wurden, ohne daß das Bassin bewegt zu werden brauchte.

Unter mehreren hundert solcher Einzelversuche hatten 43 Bewegungen eines oder mehrerer Tiere zur Folge, davon erfolgte 42mal die Bewegung bei Verschieben aus Rot nach Gelb und bei Verschieben von Blau nach Grün. Nur in einem Falle wurde Bewegung bei Verschieben von Grün nach Blaugrün verzeichnet. Niemals traten Bewegungen bei Verschieben vom Blaugrün nach dem kurzwelligen Ende oder vom Gelb nach dem langwelligen Ende ein.

Diese und andere Versuche lehren übereinstimmend, daß die gelben und grünen Strahlen des Spektrums die stärkste Wirkung auf die Lanzettfische haben.

Von verschiedenen Methoden, die ich zu genauerer Ermittlung der relativen Reizwerte gelber und grüner Lichter benutzte, sei nur eine als Beispiel angeführt. Vor dem Bassin mit den *Amphioxus* stand ein Karton mit einem nur 5 mm breiten, ca. 10 cm hohen

Digitized by Google

spaltförmigen Ausschnitte, durch den je nach seiner Stellung verschiedene homogene Lichter ins Bassin gelangten. Fiel durch den Ausschnitt rotes oder rotgelbes Licht, so bewegte sich bei Vorübergleiten des Bassins vor diesem kein einziger *Amphioxus*; fiel gelbes Licht durch den Ausschnitt, so bewegten sich einige wenige Tiere; stand der Ausschnitt im gelblichen Grün, so kamen bei Vorübergleiten des Bassins viele Tiere in lebhafte Bewegung; fiel blaues Licht ein, so bewegten sich noch einige Tiere, aber nicht so viele, und diese nicht so lebhaft, wie im Grün; bei Bestrahlung mit Violett zeigten noch einzelne Tiere mäßige Bewegung. Ließ ich nun vor dem Ausschnitte einen Episcotister mit einer Sektorgröße von 90° rotieren und wiederholte die Versuche, so bewegten sich jetzt im Grün noch immer mehrere Tiere lebhaft; im Blau zeigte nur ein einziges noch Bewegung, im Gelb keines mehr.

Versuche, bei welchen ich die *Amphioxus* abwechselnd mit roten und blauen Glaslichtern bestrahlte, führten übereinstimmend zu dem Ergebnisse, daß auch ein für uns helles Rot auf die Tiere wenig oder gar nicht wirkt, während ein für uns dunkleres Blau lebhafte Bewegungen hervorruft.

Messende Versuche zur Bestimmung der adaptativen Empfindlichkeitssteigerung durch Dunkelaufenthalt bei *Amphioxus* nahm ich in der Weise vor, daß ich an einem Apparat von Art des in Fig. 6 (p. 53) wiedergegebenen durch Verschieben der Lampe das schwächste Reizlicht ermittelte, das bei hell und bei verschieden lange dunkel gehaltenen Tieren noch eben merkliche Bewegungen auslöste. Bei einer solchen Versuchsreihe war nach Dunkelaufenthalt von einer Stunde zum Hervorrufen deutlicher Reaktionen kaum der viertausendste Teil jener Lichtstärke erforderlich, die nach Aufenthalt in sehr hellem Lichte während 1—2 Minuten bei den *Amphioxus* eben noch Bewegungen hervorrief.

Meine Messungen lehren, daß die Kurve der Reizwerte der verschiedenen homogenen Lichter bei *Amphioxus* annähernd oder vollständig mit der Helligkeitskurve für die Fische und für den total farbenblinden Menschen übereinstimmt und daß die adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit auch bei *Amphioxus* mit seinen primitiven Sehorganen weitgehende Aehnlichkeit mit jenen bei höheren Wirbeltieren zeigen.

Literatur.

Lichtsinn bei Wirbeltieren.

1819 **Configliacchi** und **Rusconi**, *Pavia (zit. nach Beer).*
1866 **Schultze, M.**, *Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 5, H. 2.*
1874 **Müller, W.**, *Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere, Leipzig (C. W. Vogel).*
1877 **Kühne**, *Untersuchungen aus dem physiolog. Institut Heidelberg I, 2.*
— **Nüsslin**, *Zur Kritik des Amphioxusauges. Inaug.-Diss. Tübingen.*
1881 **Lubbock**, *Ameisen, Bienen und Wespen. (Deutsch in d. Internat. wiss. Bibliothek, 1883.)*
1884 **Graber**, *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Leipzig.*

Digitized by Google

1885 **Graber,** *Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meerestiere. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 91.*
1887 **van Genderen Stort,** *Ueber Form- und Ortsveränderungen der Netzhautelemente. Arch. f. Ophthalm., Bd. 33, Abt. 3.*
1889 **Lubbock,** *Die Sinne und das geistige Leben der Tiere. Internat. wissensch. Bibl.*
1890 **Dubois, R.,** *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau. Compt. rend., T. 110.*
— **Loeb, J.,** *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890.*
1890 **Steinach,** *Untersuchungen zur vergleich. Physiologie der Iris. Pflügers Arch., Bd. 47.*
1891 — *Zur Physiologie und Anatomie des Sphincter pupillae etc. Lotos und Pflügers Arch.*
1892 **v. Koranyi,** *Ueber die Reizbarkeit der Froschhaut gegen Licht und Wärme. Cblbl. f. Physiol., Bd. 6.*
— **Sachs, M.,** *Ueber den Einfluß farbiger Lichter auf die Weite der Pupille. Pflügers Arch., Bd. 52, p. 79.*
1893 — *Eine Methode der objektiven Prüfung des Farbensinnes. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 39, H. 3.*
1894 **Krause,** *Die Retina. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., XI.*
1895 **Gates, Elmer,** *The Monist.*
1896 **Nagel, W.,** *Der Lichtsinn augenloser Tiere, Wiesbaden (Bergmann).*
1897 **Krause, W.,** *Die Farbenempfindung des Amphioxus. Zool. Anz., Bd. 20.*
1898 **Hesse, R.,** *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 5.*
— **Krause, W.,** *Die Lichtempfindung des Amphioxus. Anat. Anz., Bd. 17/18, p. 470.*
1900 **Abelsdorff,** *Die Aenderung der Pupillenweite durch verschiedenfarbige Belichtung. Ztschr. f. Physiol. d. Sinnesorgane, Bd. 22.*
— — *Ueber die Möglichkeit eines objektiven Nachweises der Farbenblindheit. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 41, p. 155.*
— — *Zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes bei Menschen und Tieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., p. 561.*
— **Beer,** *Ueber primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr., 1901.*
— **Greeff,** *Die mikroskopische Anatomie der Netzhaut und des Sehnerven. Gräfe-Sämisch, Hdb. d. ges. Augenheilkunde.*
— **Himstedt** *und* **Nagel,** *Ueber die Einwirkung der Becquerel- und der Röntgenstrahlen auf das Auge. Dieselben: Die Verteilung der Reizwerte für die Froschnetzhaut etc., mittels der Aktionsströme untersucht. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. XI, p. 139 u. 155.*
— **Sachs, M.,** *Ueber den Einfluß farbiger Lichter auf die Weite der Pupille. Ztschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane, Bd. 22.*
1901 **Guth,** *Ueber die motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae des Aal- und Froschauges. Pflügers Arch., Bd. 85.*
— **Nagel,** *Ueber den Farbensinn der Tiere, Wiesbaden (Bergmann).*
— **Zolotnitzki,** *Les poissons distinguent-ils les couleurs? Arch. de Zool. expér., T. 9.*
1902 **Burkhardt,** *Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbeltieren. Verhandl. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin, p. 621.*
— **Himstedt** *und* **Nagel,** *Versuche über die Reizwirkung verschiedener Strahlenarten auf Menschen- und Tieraugen. Festschr. d. Univ. Freiburg.*
— **Kinnaman,** *Mental life of two Macacus rhesus monkeys in captivity. Amer. Journ. Psychol., Vol. 13, p. 98—148. 173—218.*
1903 **Parker,** *The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 10, p. 28—36.*
— **Torelle, Ellen,** *The response of the frog to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9, p. 466—488.*
1904 **Bovert,** *Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb., p. 409.*
— **Porter,** *A preliminary study of the psychology of the English sparrow. Amer. Journ. Psychol., Vol. 15, p. 313—346.*
1905 **Parker,** *On the stimulation of the integumentary nerves of fishes by light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 14, p. 413—420.*
— **Piper,** *Unters. über das elektrom. Verh. der Netzhaut bei Warmblütern. Arch. f. An. u. Phys., Phys. Abt., Suppl.*
1906 **Bell,** *The reactions of the crayfish. Harvard Psychol. Studies, Vol. 2, p. 615—644.*
— **Hertel,** *Experimentelles über die Verengerung der Pupille auf Lichtreize. Ber. üb. d. 33. Vers. d. Ophthalmol. Ges.*
— **Parker,** *The reactions of Amphioxus to light. Proc. Soc. exper. Biol. and Med. New York.*

Digitized by Google

1906 **Porter,** *Further study of the English sparrow and other birds. Amer. Journ. Psychol., Vol. 17, p. 248—357.*
— **Washburn** *and* **Bentley,** *The establishment of an association involving color discrimination in the creek chub Semotilus atromaculatus. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 16, p. 113.*
1907 **Abelsdorff,** *Einige Bemerkungen über den Farbensinn der Tag- und Nachtvögel. Arch. f. Augenheilk., Bd. 58, H. 1, p. 64.*
— **Cole,** *Concerning the intelligence of Raccoons. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 17, p. 211—261.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über den Lichtsinn und Farbensinn bei Tagvögeln. Arch. f. Augenheilk., Bd. 57, H. 4.*
— — *Ueber Dunkeladaptation u. Sehpurpur bei Hühnern u. Tauben. Ebenda, p. 298.*
— **Katz** *und* **Révész,** *Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes bei Hühnern. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-phys. Kl.*
— **Nagel, W.,** *Der Farbensinn des Hundes. Ctbl. f. Physiol., Bd. XXI, No. 7.*
— **Nicolai,** *Die physiologische Methodik zur Erforschung der Tierpsyche, ihre Möglichkeit und ihre Anwendung. Journ. f. Psychol. u. Neurol., Bd. 10, Heft 1/2.*
— **Novikoff,** *Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biol. Ctbl., Bd. 27.*
— **Orbéli,** *Reflexes conditionnels du côté de l'oeil chez le chien. C. R. Soc. med. Russe St. Petersbourg. mars-mai und Arch. d. Sciences biol., T. 14 (1809).*
— **Reighard,** *An experimental field study of warning coloration in coral reef fishes. Pap. Tortug. Lab. Carnegie Inst., Washington, Vol. 2, p. 257.*
— **Samoiloff** *und* **Pheophilaktowa,** *Ueber die Farbenwahrnehmung beim Hunde. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21, No. 5.*
— **Yerkes,** *The dancing mouse, New York.*
1908 **Congdon,** *Recent studies upon the locomotor responses of animals to white light. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 18, p. 309—328.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über das Sehen und über die Pupillenreaktion von Tag- und Nachtvögeln. Arch. f. Augenheilk., Bd. 59, H. 2, p. 143.*
— **Katz** *und* **Révész,** *Experimentell-psychologische Untersuchungen mit Hühnern. Ztschr. f. Psychol., Bd. 50, p. 93.*
— **Parker,** *The sensory reactions of Amphiozus. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 43.*
1909 **Bauer, V.,** *Ueber sukzessiven Helligkeitskontrast bei Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23, No. 19.*
— **Colvin, Stephen,** *and* **Burford, C. C.,** *The color perception of three dogs, a cat and a squirrel. Psychol. Rev. Psychol. Monographs, 11, 1.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft, p. 1.*
— **Parker,** *Influence of the eyes etc. on the movements of the dogfish (Mustelus canis). Bull. Bureau of Fisheries, Vol. 29.*
— **Watson,** *Some experiments bearing upon color-vision in monkeys. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 19, p. 1—28.*
1910 **Bauer,** *Ueber das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Pflügers Arch., Bd. 133, p. 7.*
— **Franz, V.,** *Phototaxis und Wanderung. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien. Pflügers Arch., Bd. 132, p. 255.*
— — *Ueber den angeblichen Nachweis von Farbensinn bei Fischen. Pflügers Arch., Bd. 134.*
— **Pearse,** *The reactions of the Amphibians to light. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., Vol. 45, p. 161—208.*
1911 **Bauer, V.,** *Zu meinen Versuchen über das Farbenunterscheidungsvermögen bei Fischen. Pflügers Arch., Bd. 137.*
— **Buytendijk,** *Ueber die Farbe der Tarbutten nach Exstirpation der Augen. Biol. Ctbl., Bd. 31, No. 19.*
— **v. Frisch,** *Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch., Bd. 138.*
— — *Ueber den Farbensinn der Fische. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., p. 220.*
— **Hess, C.,** *Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Pflügers Arch., Bd. 142.*
— **Loeb, J.,** *Die Tropismen. Winterstein's Hdb. d. vergl. Physiol., Bd. 4, p. 474.*
— **Mast, S. O.,** *Light and the behavior of organisms. New York, John Wiley & Sons.*
— **Piper,** *Ueber die Netzhautströme. Arch. f. Physiol., Bd. 85.*
1912 **Hess, C.,** *Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen. Zool. Jahrb.*

Digitized by Google

II. Lichtsinn bei Wirbellosen.

A. Crustaceen.

a) Marine Krebse.

Wir beginnen zweckmäßig mit der Besprechung einiger mariner Crustaceen, deren Verhalten jenem der von mir untersuchten Fische in vieler Hinsicht ähnlich ist und die ich (1910) zum Teile mit ähnlichen Methoden untersuchen konnte. Auf die interessanten Einzelheiten des Verhaltens der Tiere kann ich nicht eingehen und beschränke mich auf Wiedergabe einiger Hauptversuche.

Podopsis Slabberi ist eine zu den Mysiden gehörige kleine Krebsart, deren lebhafte Neigung, nach dem für sie Hellen zu schwimmen, zu besonders schönen Erscheinungen führt. Im Spektrum sammeln sie sich, wie Fig. 7 zeigt, ganz wie die Fische, rasch in der Gegend des Gelbgrün bis Grün. Durch messende Versuche mit den für die Fische von mir ausgearbeiteten Methoden konnte ich zeigen, daß auch die Kurve der relativen Helligkeiten der verschiedenen Lichter des Spektrums bei *Podopsis* nicht nur ihr Maximum an ähnlicher oder gleicher Stelle hat, wie jene beim total farbenblinden Menschen, sondern daß sie auch in ihrem Verlaufe mit der letzteren weitgehende Uebereinstimmung zeigt.

Fig. 7. *Podopsis Slabberi* im Spektrum. Die Tiere drängen sich am stärksten im Gelbgrün bis Grün zusammen.

Wurde das Bassin mit den Tieren ca. 30 Minuten an die helle Sonne gestellt, so zeigten sie danach in dem gleichen Spektrum, in dem sie vorher nach dem Grün geschwommen waren, keine deutliche Ansammlung mehr; wurde aber das Bassin dem Prisma genähert und der Spalt breiter gemacht, so zeigte sich wieder eine leichte Neigung, nach dem Grün zu schwimmen.

Weiter bemühte ich mich, über die „Reizschwelle“ bei unseren Krebsen einigen Aufschluß zu bekommen. Für den Menschen bestimmt man diese bekanntlich, indem man die geringste Lichtstärke eines Reizlichtes ermittelt, bei welcher der Beobachter noch eben etwas zu sehen angibt. Bei den hier in Rede stehenden Tierarten können wir im allgemeinen nur die geringste Lichtstärke feststellen, die die Tiere zu bestimmten Schwimmbewegungen veranlaßt. Diese wird aber im allgemeinen größer als die kleinste von ihnen eben noch wahrgenommene Lichtstärke (= Reizschwelle), und von letzterer um so weniger verschieden sein, je prompter die

Digitized by Google

Tiere schon auf schwache Reizlichter reagieren. In welcher Weise besondere Eigentümlichkeiten gewisser Arten die Ermittelung eines der Reizschwelle ziemlich nahe kommenden Wertes erleichtern können, werden wir bei Schilderung des Verhaltens von *Atylus* sehen.

Bei den Beobachtungen an *Podopsis* suchte ich mit Hilfe der früher beschriebenen Methode die kleinsten Lichtstärken auf, die bei verschiedenen Adaptationszuständen unserer Tiere eben noch genügten, um deutliche Ansammlung derselben in den belichteten Teilen ihres Bassins herbeizuführen.

Nach Dunkelaufenthalt von ca. einer Viertelstunde gehen die Tiere noch stark nach dem belichteten Bassinteile vor dem Ende des Tunnels, wenn in diesem eine fünfkerzige Lampe in 3 m Entfernung steht und der vor dem Bassin rotierende Episkotister eine Sektorengröße von 60° hat; selbst bei einer Sektorengröße von nur 20° ist noch eben eine Ansammlung der Tiere zu erkennen. Aehnliche Werte erhielt ich bei Abschwächen des durch den Ausschnitt zum Bassin gelangenden Lichtes mittels rauchgrauer Gläser, deren Lichtabsorption ich photometrisch bestimmt hatte.

Die Versuche zeigen, auf wie geringe Lichtstärken unsere Krebse schon reagieren. Berücksichtigen wir weiter, daß alle meine Beobachtungen übereinstimmend bei jenen Tieren innerhalb eines großen Gebietes der absoluten Lichtstärken eine sehr feine Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten erkennen lassen, so ergibt sich zur Genüge, daß auch hier, wie bei den Fischen (s. p. 55), die charakteristische Verteilung in lichtstarken Spektren nicht etwa dadurch bedingt sein kann, daß die Reizschwelle für sie beträchtlich höher liegt als ceteris paribus für unser Auge. In dem gleichen Sinne sprechen auch die im folgenden mitzuteilenden Beobachtungen an anderen Wirbellosen.

Die Augen der *Podopsis* sitzen auf langen, leicht beweglichen Stielen. Belichtung der vorher dunkel gehaltenen Tiere hat regelmäßig eine deutliche Augenbewegung zur Folge, doch ist diese nicht entfernt so ausgiebig, wie z. B. bei Daphnien (s. d.), und daher zur Prüfung der Wirkung verschiedenfarbiger Lichter weniger gut geeignet. Am besten kann man die Augenbewegungen verfolgen, wenn man etwa ein Tier zunächst mit einer kleinen Bogenlampe bestrahlt, vor die ein rotes Glas gehalten wird, das genügend Licht durchläßt, um die Augenstellung bequem zu beobachten. So oft das rote Glas weggezogen wird, bewegen die Augen sich etwas.

Von Versuchen, die ich mit einigen anderen Mysiden anstellte, seien nur folgende erwähnt:

Eine *Mysis*-Art (*M. longicornis?*) eilte, nach längerem Dunkelaufenthalte im Parallelwandbassin ins Spektrum gebracht, lebhaft nach dem Grün. Die Tiere hatten Neigung, sich am Boden zu sammeln, im Grün aber drängten sie sich in so großen Mengen zusammen, daß sie nur noch übereinander Platz hatten; der Raum, den sie ausfüllten, wurde ungefähr von einer Kurve begrenzt, deren Maximum wieder im Gelbgrün bis Grün lag und die von hier nach dem Rot hin rasch, nach dem Blau und Violett langsamer abfiel. Bei Verschieben des Spektrums schwammen sie sofort wieder dem Grün nach; durch den Schatten eines vor dem Bassin vorgeschobenen schwarzen Kartons konnte ich sie leicht nach dem einen oder dem anderen Spektrumende

Digitized by Google

treiben; versuchte ich sie im Rot zusammenzudrängen, so gelang mir dies, ähnlich wie bei entsprechenden Versuchen mit Fischen (s. d.) immer nur bis zu einer gewissen Grenze, die vom äußersten Rot noch eine Strecke weit entfernt war. Wurde der Karton weiter vorgeschoben, so verteilten die Tiere sich beinahe gleichmäßig im Schatten des Kartons und im äußersten Rot.

Die hier mitgeteilten sind die ersten Versuche, die an Mysiden mit farbigen Lichtern angestellt wurden.

Bauer (1908) untersuchte bei Mysiden den Einfluß gemischten Lichtes auf ihren Phototropismus. Die von ihm untersuchten Arten reagierten mit Ausnahme von *Macropsis* und *Gastrosaccus* nach vorhergehender Verdunkelung negativ, nach Aufenthalt im Hellen positiv phototrop. Starker Lichteinfall von oben her treibt die Tiere in die Tiefe. Die Augen regulieren die Schwimmrichtung in der Horizontalen, indem Reizung eines Auges Hemmung der Beinbewegung der gegenüberliegenden Seite zur Folge hat; durch das langsamere Schlagen der dem gereizten Auge gegenüberliegenden Beine entsteht eine Fluchtbewegung vom Reizorte fort. Als Reiz wirkt, je nach dem Adaptationszustande, sowohl Belichtung als Beschattung, was Bauer durch Annahme eines doppelsinnigen Vorganges im Sinne Herings erklärt; die Bedeutung dieser Einrichtung sieht er darin, daß die Tiere hierdurch in einem Milieu mit konstanter Belichtung festgehalten werden. —

Eine andere Krebsart, die sich mir für genauere Untersuchungen gut geeignet erwies, ist *Atylus Swammerdamii*, ein etwa $^1/_2$—$^3/_4$ cm großer Amphipode, der meist in einer Tiefe von nur wenigen Metern in großen Mengen gefangen wird. Die Augen sind hier, zum Unterschiede von der vorher geschilderten Form, ungestielt und sitzen als flache, nierenförmige, unbewegliche Masse dem Kopfe seitlich auf.

Die *Atylus* zeichnen sich durch lebhaftes Hin- und Herschwimmen aus; dabei ist aber die Neigung, sich in dem für sie Hellen anzusammeln, so ausgesprochen, daß z. B. in einem zur Hälfte belichteten Bassin, obgleich bei dem raschen Hin- und Herschwimmen immer noch ein großer Teil der Tiere aus dem Hellen ins Dunkle kommt, schon nach 10—20 Sekunden die Mehrzahl der *Atylus* sich in der helleren Hälfte befindet. Oft zeigt ein mehr oder weniger großer Teil derselben Neigung, den Boden des Gefäßes aufzusuchen und dann hier liegen zu bleiben; bei Verdunklung einer Bassinhälfte lag nach kurzer Zeit die Mehrzahl der Tiere in der helleren Hälfte in großen Mengen am Boden.

Eine Eigentümlichkeit der *Atylus* besteht darin, daß bei jedem stärkeren Belichtungswechsel, sei es Zunahme oder Abnahme der Belichtungsstärke, die Tiere vorübergehend, kaum eine Sekunde lang, etwas nach unten gehen; am schönsten kann man diese Erscheinung verfolgen, wenn man etwa das ganze Bassin mit einer Bogenlampe gleichmäßig belichtet und dann ein passendes rotes Glas (das für die Tiere sehr geringen Helligkeitswert hat) abwechselnd vorhalten und wegziehen läßt. Besonders beim Wegziehen desselben sinken sie dann vorübergehend ein wenig nach unten; aber auch wenn das rote Glas wieder vorgeschoben wird, sinken sie, wenn auch weniger stark, so doch deutlich und konstant für $^1/_2$—1 Sekunde; danach schwimmen sie wieder wie vorher angenähert horizontal hin und her.

Im Spektrum sammeln sich schon in wenigen Sekunden die meisten *Atylus* in der Gegend des Gelbgrün bis Grün, am stärksten entsprechend einer Wellenlänge von etwa 540—520 $\mu\mu$. Auch bei

Digitized by Google

länger dauernder Bestrahlung bleiben sie vorwiegend in diesem Teile des Spektrums; ihre Zahl nimmt dann stets nach dem Rot hin rasch, nach dem Blau und Violett hin langsamer ab, im äußersten Rot und Ultrarot bleiben meist wenige oder gar keine Tiere.

Die Eigentümlichkeit unserer Krebse, beständig hin und her zu schwimmen, gestattet die Anwendung einiger messender Methoden, die für andere, weniger lebhaft schwimmende Tiere nicht in Betracht kommen.

Brachte ich dicht vor die der Lichtquelle des Spektrums zugekehrte Bassinwand einen schwarzen Kartonstreifen von solcher Breite, daß sein einer Rand etwa dem reinen Gelb des Spektrums (ca. 575 $\mu\mu$), der andere dem gelblichen Grün (etwa 525 $\mu\mu$) entsprach (diese Werte wurden mit dem Spektroskop bestimmt), so sammelte sich rasch die Mehrzahl der Tiere auf der dem gelblichen Grün entsprechenden Seite des durch den Streifen im Bassin entworfenen Schattens. Diese ungleiche Verteilung der Tiere läßt sich auch dann noch schön wahrnehmen, wenn man von den Enden des Spektrums her zwei schwarze Kartons mit vertikalen Rändern so weit vorschiebt, daß auf beiden Seiten jenes mittleren Streifes nur je ein etwa 2 cm breiter Teil des Bassins von dem homogenen Lichte getroffen wird. Die Verschiedenheit der Zahl der Tiere in den beiden Abteilungen ist dann unschwer zu erkennen. Bei dem angegebenen Versuche erschien meinem helladaptierten Auge der Bassinteil, der von gelben und rotgelben Strahlen getroffen wurde (im durchfallenden Lichte) wesentlich heller als der von den Krebsen bevorzugte, von gelblichgrünem bis blauem Lichte durchstrahlte; setzte ich aber die Lichtstärken beider Teile gleichmäßig herab, indem ich durch einen Episkotister mit genügend schmalem Ausschnitte blickte, so erschien jetzt meinem dunkeladaptierten Auge der dem Gelbgrün bis Blau entsprechende Teil deutlich heller als der andere.

Bei anderen Versuchen ermittelte ich diejenige Stellung des vor dem Bassin verschieblich angebrachten Kartonstreifens, bei der die Tiere sich angenähert gleich zahlreich in den Bassinteilen rechts und links vom Streifenschatten verteilten; für unser Auge war dann auf der einen Streifenseite Grüngelb, auf der anderen Grün bzw. bläuliches Grün sichtbar. Meinem helladaptierten Auge erschien diese letztere Seite bei voller Lichtstärke dunkler als die andere; dem dunkeladaptierten Auge erschienen, nach gleichmäßiger Herabsetzung der Lichtstärken mittels Episkotisters, beide Seiten angenähert gleich hell.

Wir können von einer „Gleichung" für die Tiere sprechen, wenn ihre Zahl in beiden Hälften angenähert gleich groß ist; unser Versuch zeigt, daß eine solche Gleichung für *Atylus* der Helligkeitsgleichung für das normale dunkeladaptierte Menschenauge bei passend herabgesetzter Lichtstärke und jener für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke entspricht.

Auf dem geschilderten Wege stellte ich eine weitere Reihe von Gleichungen her und konnte damit unter anderem folgendes feststellen: Die Lichtstärke des homogenen Gelbgrün mußte zur Herstellung einer Gleichung mit dem Rotgelb (640—590 $\mu\mu$) des gleichen Spektrums herabgesetzt werden auf weniger als $^1/_8$,

zur Gleichung mit Blauviolett (470—450 $\mu\mu$) auf etwa $^1/_2$,
„ „ „ Violett (430—420 $\mu\mu$) „ „ $^1/_6$.

Setzen wir wieder den dem Gelbgrün entsprechenden Wert = 100, so ist jener für Rotgelb kleiner als 12, jener für Blauviolett etwa = 50, jener für Violett etwa = 16. Diese Messungen lehren, daß die Hellig-

Digitized by Google

keitskurve, die wir hier bei *Atylus* auf einem von dem früheren verschiedenen Wege erhielten, wieder weitgehende Aehnlichkeit mit jener bei *Podopsis*, bei Fischen und beim total farbenblinden Menschen zeigt.

Gewiß machen diese Werte noch nicht auf sehr hohe Genauigkeit Anspruch. Zu den mitgeteilten Messungen bestimmte mich wesentlich der Wunsch, die mich beschäftigenden Angaben von möglichst vielen verschiedenen Seiten in Angriff zu nehmen, eine Vorstellung davon zu geben, wie ähnlich, bei so großen Verschiedenheiten der Lebensgewohnheiten und des Augenbaues, die durch das Licht ausgelösten Regungen der nervösen Substanz des Sehorganes bei den verschiedenen Tieren sind, und anzudeuten, auf welchen Wegen etwa bei künftigen Untersuchungen eine Förderung unserer Kenntnisse zu erhoffen ist.

Besonderes Interesse beanspruchen die folgenden Versuche über die geringsten Lichtstärken, die noch eben eine Ansammlung der *Atylus* in den bestrahlten Bassinteilen herbeizuführen vermögen, und über den Einfluß der Adaptation auf diese Lichtstärken. Bei den anderen von mir untersuchten Krebsen wurde die Ansammlung in den belichteten Bassinteilen wohl vorwiegend dadurch bedingt, daß die Tiere das durch Zerstreuung aus den direkt belichteten in die nicht bestrahlten Bassinteile gelangende Licht wahrnehmen und diesem zuschwimmen. Bei *Atylus* liegen die Verhältnisse infolge ihres lebhaften Hin- und Herschwimmens etwas anders. Sie gelangen bei ihren raschen Ortsveränderungen bald in beschattete, bald in belichtete Bassinteile und können so das die letzteren treffende Licht selbst wahrnehmen; daher wird bei abnehmender Lichtstärke das schwächste Reizlicht, das die Tiere noch bestimmt, im bestrahlten Bassinteile zu bleiben, bzw. bei Uebergang in die dunklen Teile wieder umzukehren, dem Werte näher liegen, der der „Reizschwelle" für den Menschen entspricht, als dies bei anderen von mir untersuchten Krebsen der Fall ist. Es ergab sich, daß für die hell- bzw. kurz dunkeladaptierten Tiere zur Ansammlung im belichteten Teile die Lichtstärke mehr als 3000mal so groß gemacht werden mußte, als jene war, die zur Ansammlung der lange dunkeladaptierten genügte (bei anderen, an einem trüben Tage nicht so ausgiebig helladaptierten Tieren war zur Ansammlung eine etwa 600mal größere Lichtstärke erforderlich als bei den lange dunkeladaptierten.)

Meine Beobachtungen geben ein anschauliches Bild von dem Umfange der adaptativen Aenderungen und deren Einfluß auf die in Rede stehenden Vorgänge bei *Atylus*; sie zeigen ferner, wie geringe Lichtstärken genügen können, um die charakteristische Ansammlung der Tiere herbeizuführen. —

Weitere Versuche, die ich mit verschiedenen anderen marinen Krebsen anstellte, führten in allen hier in Betracht kommenden Punkten zu gleichen Ergebnissen. Ich berichte daher über sie nur kurz, und nur insofern sie zur Beseitigung verbreiteter Irrtümer von Interesse sein können.

Für die Nauplien von *Balanus perforatus* hatten Groom und Loeb (1890) auf Grund von Versuchen mit blauen und roten Gläsern angegeben, daß auch hier wesentlich die kurzwelligen Strahlen die „heliotropisch wirksamen" seien. Nachdem ich (1909) die Irrigkeit der von Loeb für *Daphnia* gemachten Angaben nachgewiesen hatte, bestätigte dieser (1910) durch Wiederholung meiner Daphnienver-

Digitized by Google

suche (s. u.) meine Befunde und nahm daraufhin auch an *Balanus* Versuche mit homogenen Lichtern nach den von mir entwickelten Methoden vor. Er gibt nunmehr auch hier seine frühere Darstellung auf, seine Versuche stimmen jetzt gut mit jenen überein, die ich (Frühjahr 1910) unabhängig von Loeb in Neapel anstellte. Doch fand ich die mir zur Verfügung stehenden *Balanus*-Nauplien für meine Zwecke weniger geeignet als die vorher besprochenen Krebse, da sie erst durch größere Lichtstärken- bzw. Helligkeitsunterschiede zu Ortsveränderungen veranlaßt wurden als jene. Immerhin ließ sich leicht zeigen, daß auch für diese zum Hellen gehenden Tiere das Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten ist.

Man kann die *Balanus*-Nauplien, wie Loeb fand, „negativ heliotropisch" machen, wenn man sie einem genügend starken Lichte aussetzt; bei meinen Tieren war dies der Fall, nachdem ich ihr Bassin einige Minuten mit einer Bogenlampe bestrahlt hatte. Brachte ich sie nun in ihrem Parallelwandbassin ins Spektrum zurück, so sammelten sich jetzt die Nauplien an der von der Lichtquelle abgekehrten Bassinwand und konnten von hier mit einer Taschenlampe zurückgetrieben werden. Ließ ich sie einige Minuten im Spektrum stehen, so waren bald im Gelbgrün bis Grün die wenigsten, im Rot und Ultrarot die meisten Tiere, im Violett mehr als im Grün, aber nicht so viele als im Rot. Also auch bei dieser Umkehrung des ersten Versuches wirkte das Gelbgrün bis Grün so auf die Tiere, wie es der Fall sein muß, wenn das Spektrum hier für sie am hellsten ist.

Groom und Loeb brachten im Anschlusse an ihre *Balanus*-Versuche die periodischen Tiefenwanderungen, die viele Tiere zeigen, mit ihrem „Heliotropismus" in Zusammenhang, der bei den fraglichen Tieren periodischen Aenderungen unterliege

Eine bisher nicht beschriebene interessante Lichtreaktion konnte ich an ausgewachsenen *Balanus* nachweisen. Wenn diese bei konstanter Belichtung im Wasser liegen, pflegen sie bekanntlich in regelmäßigen kurzen Intervallen ihre Rankenfüße zwischen den Schalen hervorzustrecken. Ich fand nun, daß bei Beschattung die Füße jedesmal rasch eingezogen und die Schalen für mehrere Sekunden vollständig geschlossen wurden. Lichtstärkevermehrung hat keinen Einfluß auf diese periodischen Bewegungen.

Da zu dem charakteristischen Einziehen der Füße schon sehr geringe Lichtstärkeverminderungen genügen, war es mir auch mit Hilfe dieser Erscheinung möglich, Aufschluß über die relativen Helligkeiten der verschiedenen farbigen Lichter für *Balanus* zu erhalten. Ich brachte einige Tiere im Parallelwandbassin in das Gelbgrün und Grün des Spektrums und variierte durch kleine zuckende Bewegungen einer vor dem Prisma aufgestellten Linse die Farbe des auf die Krebse fallenden Lichtes. Regelmäßig erfolgte bei Uebergang vom Gelbgrün zum Gelbrot des Spektrums rasches Einziehen der Füße und Schließen der Schalen, so, wie es sonst bei Verdunklung der Fall ist. Bei Uebergang vom Gelbgrün zum Grün bis Blaugrün bewegten die Füße sich oft unverändert weiter; wurden aber die vorher im Grün befindlichen Tiere vom Blau oder vom Blauviolett des Spektrums bestrahlt, so zogen sie die Füße ein und schlossen die Schalen. Uebergang vom Rot oder vom Blau zum Gelbgrün bis Grün des Spektrums hatte keinen Einfluß auf die Bewegungen der Füße.

Versuche mit farbigen Glaslichtern stellte ich in der Weise an, daß ich vor einer Bogenlampe in raschem Wechsel passende blaue

Digitized by Google

und rote Gläser verschob. Ich hatte die Tiere so aufgestellt, daß sie zunächst von einem für uns dunkelblauen Lichte bestrahlt wurden; wenn sie die charakteristischen periodischen Fußbewegungen zeigten, wurde rasch an Stelle der blauen das rote Glas vorgeschoben. Obschon dieses für uns wesentlich heller erschien als das Blau, zogen die Tiere sofort ihre Füße ein und schlossen die Schalen.

Auch für diese Krebse hat also das Rot nur einen äußerst geringen Helligkeitswert, und auch gegenüber anderen farbigen Lichtern zeigen sie das von mir bei mehreren anderen Krebsarten gefundene Verhalten, daß ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen.

b) Süßwasserkrebse.

Unter den Süßwasserkrebsen möge das Verhalten der Daphnien etwas ausführlicher besprochen werden, weil an ihnen Untersuchungen über Lichtempfindlichkeit früher mehrfach (freilich ohne Kenntnis der wissenschaftlichen Farbenlehre) angestellt worden waren. Meine ersten orientierenden Versuche zeigten mir, daß für das Verhalten der Daphnien gegenüber verschiedenen Reizlichtern ihr Adaptationszustand, auf den man bisher nie geachtet hatte, von ausschlaggebender Bedeutung ist. Das verschiedene Verhalten der Tiere bei verschiedenen Adaptationszuständen möge durch ein Beispiel veranschaulicht werden.

Hält man eine geeignete Lichtquelle (etwa eine passend gefaßte Nernstlampe) an ein Parallelwandbassin mit helladaptierten Daphnien, so eilen diese sofort aus allen Teilen des Bassins lebhaft auf die Lichtquelle zu, einerlei aus welcher Richtung das Licht in das Wasser fällt. Kommt es von oben, so schwimmen die Daphnien rasch nach oben innerhalb eines Lichtkegels, dessen Spitze die der Lichtquelle zunächst gelegene Stelle der Wasseroberfläche bildet; hält man die Lampe nun rasch unter den Glasboden des Gefäßes, so kehren die an der Wasseroberfläche angesammelten Tiere um und schwimmen, den Kopf nach unten, aktiv auf den Boden des Gefäßes zu. Durch seitlich einfallendes Licht kann man solche helladaptierte Daphnien leicht am belichteten Bassinende sammeln. Hält man aber die gleiche Lampe in genau gleicher Weise an ein Bassin mit Daphnien, die etwa $^1/_2$ Stunde dunkel gehalten waren, so schwimmen bei Annäherung des Lichtes nur wenige, meist gar keine Daphnien auf das Licht zu. Die im Bassin verteilten sinken selbst bei ziemlich großem Abstande der Lampe und entsprechend geringer Lichtstärke, den Kopf nach oben, passiv gegen den Boden des Gefäßes herunter. Setzt man durch Entfernen der Lichtquelle die Lichtstärke so weit herab, daß man die Daphnien eben noch beobachten kann, so beginnen ihre Ruderantennen wieder lebhafter zu arbeiten, und die Tiere steigen nach oben, einerlei aus welcher Richtung das schwache Licht ins Bassin fällt. Sobald man die Lichtstärke durch Nähern der Lampe wieder erhöht, beginnen die inzwischen oben angesammelten Tiere wieder, und zwar lediglich infolge Aufhörens ihrer Schwimmbewegungen, zu sinken.

Es sammeln sich also, wenn das Licht von unten einfällt, jedesmal, bei Hell- wie bei Dunkeladaptation, die Daphnien am Boden des Gefäßes; doch geschieht dies bei den helladaptierten Tieren durch aktives Schwimmen mit nach unten gerichtetem Kopfe, bei den dunkeladaptierten durch passives Sinken mit nach oben gerichtetem Kopfe.

Messende Bestimmungen an hell- und an dunkeladaptierten

Digitized by Google

Tieren in der früher erwähnten Weise ergaben unter anderem, daß bei dunkeladaptierten Daphnien die Schwimmbewegungen gehemmt werden durch ein Licht, das kaum den 2000. Teil so stark ist wie jenes, das bei helladaptierten Tieren lebhafte Schwimmbewegungen hervorruft.

Diese adaptativen Aenderungen erfolgen verhältnismäßig rasch: Daphnien, die $^1/_2$ Stunde an der Sonne gestanden hatten, eilten, als ich sie im Dunkelzimmer mit einer seitlich vorgehaltenen Lampe belichtete, in Mengen auf diese zu. Nach 5 Minuten Dunkeladaptation war ihre Neigung, auf die in gleicher Weise vorgehaltene Lampe zu schwimmen, schon viel geringer, und sobald sie in nächste Nähe der Lampe gekommen waren, sanken viele von ihnen nach unten. Nach erneutem Dunkelaufenthalte während 5 Minuten hatte Belichtung mit der gleichen Lampe nur noch sehr geringes Streben zum Lichte und deutliches Sinken der Mehrzahl der Tiere zur Folge. Daphnien, die $^3/_4$ Stunden dunkel gehalten waren, verhielten sich nicht viel anders als die nur 10 Minuten dunkeladaptierten. Bei ersteren war das Streben zum Lichte noch geringer und das Sinken noch ausgesprochener.

Auch die Aenderungen der Lichtstärke eines dauernd auf *Daphnia* wirkenden Reizlichtes haben bei hell- und bei dunkeladaptierten Tieren verschiedene Folgen. Im allgemeinen läßt sich etwa sagen, daß, innerhalb gewisser Grenzen, bei helladaptierten Tieren Verstärkung des dauernd auf sie wirkenden Reizlichtes die Schwimmbewegungen lebhafter, Abnahme der Lichtstärke sie träger zu machen pflegt. Umgekehrt kann man oft sehen, daß bei dunkeladaptierten, der Wirkung eines entsprechend schwachen Reizlichtes ausgesetzten Daphnien Zunahme der Lichtstärke die Schwimmbewegungen träger, Abnahme der Lichtstärke sie lebhafter macht.

Schon diese wenigen Erfahrungen genügen, um zu zeigen, wie verwickelt die Verhältnisse für die Beobachtung der Daphnien durch diesen Einfluß der Adaptation werden; manche von den Widersprüchen und Irrtümern in den Angaben früherer Beobachter mögen hierin eine genügende Erklärung finden, so daß wir auf besondere Erörterung derselben verzichten dürfen.

Innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen der Lichtstärken fand ich wiederholt, daß zum Hellen gehende Daphnien ausgesprochene Neigung zeigten, aus der weniger hellen in die hellere Bassinhälfte zu schwimmen, wenn die Lichtstärke der letzteren zu jener der ersten sich verhielt wie 1,77 : 1; doch sind dies noch nicht die kleinsten Unterschiede, bei welchen die ersten Anfänge des Wanderns von der einen nach der anderen Hälfte wahrzunehmen sind. Die Daphnien reagieren zwar nicht auf so kleine Lichtstärkenunterschiede, wie die von mir untersuchten Fische und marinen Krebse, doch aber auf genügend kleine, um Spektrumversuche mit Erfolg anstellen zu können. Von diesen seien nur die wichtigsten kurz beschrieben.

Bringt man Daphnien, die durch längeren Aufenthalt in einem mäßig hellen, gleichmäßig belichteten Raume für diese Lichtstärke adaptiert sind und die sich in ihrem Bassin vorwiegend nahe dem Boden aufhalten und von hier mehr oder weniger weit nach aufwärts schwimmen, in ein ziemlich lichtstarkes Spektrum, so beginnen sie sofort aus den verschiedenen Teilen des sichtbaren Spektrums nach dem Gelbgrün bis Grün zu schwimmen, am lebhaftesten jene im Rot und Rotgelb, deren Schwimmrichtung jetzt am meisten von der Vertikalen abweicht. Aber auch die Daphnien im Blau und Violett streben

Digitized by Google

lebhaft dem Grün zu, indem sie schräg nach oben schwimmen; dagegen ist die Schwimmbewegung der in Gelbgrün und Grün befindlichen Tiere im allgemeinen angenähert senkrecht nach oben gerichtet. Bei Verschieben des Spektrums um kleine Strecken nach rechts oder links ändert sofort der größere Teil der Tiere die Schwimmrichtung und strebt wieder dem Grün zu. Da die Beobachtung der kleinen Tiere in den lichtschwachen Teilen des Spektrums schwierig sein kann, machte ich Blitzlichtaufnahmen, auf welchen die Verteilung der Tiere gut zu sehen ist.

Von meinen Versuchen mit Glaslichtern seien nur folgende angeführt: Ist die eine Bassinhälfte mit lichtstarkem blauen, die andere mit einem für unser helladaptiertes Auge deutlich heller roten Glase belichtet, so eilen die Daphnien nach dem Blau, wenn dieses unserem dunkeladaptierten Auge bei passend herabgesetzter Lichtstärke beider, nun farblos gesehenen Lichter deutlich heller erscheint als das Rot. Steigert man aber die Lichtstärke des Rot so weit, daß es unserem dunkeladaptierten Auge beträchtlich heller erscheint als das Blau, so eilen die Tiere aus dem Blau ins Rot.

Weitere Versuche, über die ich früher (1909) berichtet habe, mögen hier übergangen werden; dagegen ist der von mir gefundene Einfluß verschiedenfarbiger Lichter auf die Augenbewegungen der Daphnien eingehender zu erörtern.

RÀDL hatte (1901) beobachtet, daß das Auge von Daphnien und anderen Cladoceren, insbesondere von *Simocephalus*, unter den Copepoden jenes von *Diaptomus* auf Belichtung mit bestimmten Bewegungen reagiert, und zwar so, daß „bei jeder Lage des Körpers der Scheitel des Auges der Lichtquelle entweder vollständig zugekehrt ist oder diese Orientierung wenigstens einzunehmen sucht"; weiter fand er, daß die Größe der Augendrehung auch von der Menge des auffallenden Lichtes abhängig ist. Ich selbst hatte, ohne die RÀDLschen Untersuchungen zu kennen, die gleichen Beobachtungen gemacht, als ich mich mit der Lichtreaktion der Daphnien zu beschäftigen begann. Einige meiner einschlägigen Untersuchungen mögen, soweit sie zum Verständnis dieses merkwürdigen Phänomens dienen können, kurz mitgeteilt werden.

Daphnia besitzt ein einziges, unpaares Auge unter der zarten helmartigen Hülle des Kopfes; letztere ist so durchsichtig, daß man unter dem Mikroskop selbst bei stärkerer Vergrößerung die für uns hier wichtigen Einzelheiten des Auges, seine Muskeln usw. beobachten kann. Das Auge selbst hat bei mittelgroßen Tieren einen Durchmesser von ungefähr 0,1 mm; an seiner Unterseite sieht man eine flache sattelförmige, von vorn nach hinten verlaufende Einsenkung. Bei Betrachtung von der Seite her scheint es angenähert kugelig, bei Betrachtung von oben ist sein Querdurchmesser größer als der Längsdurchmesser, und infolge der erwähnten Einsenkung erscheint es etwa nierenförmig. An der Oberfläche nimmt man eine Reihe kugeliger, stark lichtbrechender Vorwölbungen wahr, die durch Züge dunklen Pigmentes voneinander getrennt erscheinen (vgl. Fig. 8). Das Auge wird durch vier lange, schmale Muskeln bewegt, deren Form an die zweier dicht aneinander liegender glatter Muskelzellen erinnert; ungefähr in der Mitte ihrer Länge zeigen sie je eine kleine seitliche, anscheinend kernhaltige Verdickung. Diese vier Muskeln entspringen von einer oberhalb des Hirnes gelegenen Stelle und inserieren oben und unten, rechts und links in der Peripherie des Auges. In dem so gebildeten Muskelrichter verläuft ein Bündel feiner Nerven zum Auge, die aus einer pilzförmigen

Digitized by Google

Ausbuchtung des Gehirns entspringen. An der Spitze eines von hier nach vorn unten verlaufenden spornartigen Auswuchses liegt das kleine, als schwarzes Pünktchen sichtbare Nebenauge.

Belichtet man eine auf dem Objekttische liegende *Daphnia* im Dunkelzimmer von der Seite her, etwa mit einer passend montierten Nernstlampe, so wendet ihr Auge sich sofort in der Richtung nach der Lichtquelle und behält (abgesehen von kleinen Zuckungen) diese Stellung bei, solange Richtung und Lichtstärke des Reizlichtes unverändert bleiben. Bewegt ein Mitarbeiter die Lichtquelle im Bogen um das Tier so, daß das Auge immer angenähert gleich stark belichtet bleibt, und nur die Richtung des einfallenden Lichtes allmählich geändert wird, so folgt das Auge in überraschend großem Umfange der Lichtquelle; man kann es leicht auf diese Weise um Winkel von ca. 120—150° sich drehen lassen. (Die Figuren 8 und 9 zeigen ein

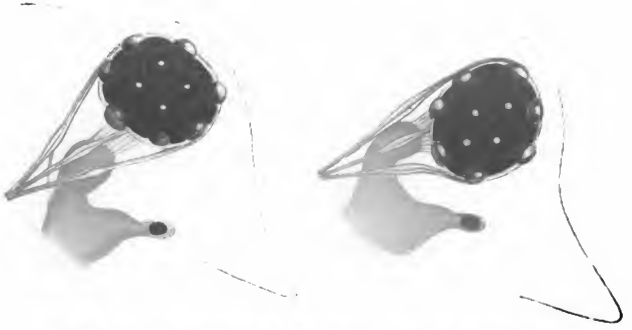


Fig. 8 und 9. Daphnienauge bei verschiedenen, durch verschiedene Belichtungsrichtung bedingten Augenstellungen.

Auge in zwei verschiedenen Stellungen; doch entsprechen diese bei weitem nicht den größten von mir gesehenen Verschiedenheiten der Augenstellung.)

Wird ein Daphnienauge, das bei der schwächsten zur Beobachtung genügenden Belichtung geradeaus gerichtet ist, durch ein Reizlicht von bestimmter Stärke, z. B. von der Seite her, getroffen, so dreht es sich um einen bestimmten Winkel in der Richtung nach dem Lichte hin. Wird nun die Lichtstärke dieses Reizlichtes bei unveränderter Einfallsrichtung erhöht, so wendet das Auge sich noch weiter in der Richtung zum Lichte; wird die Lichtstärke gemindert, so kehrt es wieder mehr oder weniger weit in der Richtung zu seiner Ausgangsstellung zurück. Wir wollen diese Bewegungen im folgenden kurz als Verdunkelungs- bzw. Erhellungsbewegungen bezeichnen. Bei passender Versuchsanordnung konnte ich regelmäßig solche Augenbewegungen hervorrufen, wenn ich die Lichtstärke des Reizlichtes im Verhältnisse von 1 zu 1,5 erhöhte.

Digitized by Google

Weitere Versuche galten dem Studium des bisher nicht bekannten Einflusses farbiger Lichter auf Stellung und Bewegung des Daphnienauges. Von meinen einschlägigen Versuchen sei hier nur einer wiedergegeben, der sich mit verhältnismäßig einfachen Hilfsmitteln leicht wiederholen läßt.

Als Lichtquelle dient das Stäbchen eines Nernstkörpers, das in lichtdichter Hülse vor dem Spalte eines kleinen geradsichtigen Handspektroskopes angebracht wird. Vor dem Okular des Spektroskopes wird eine Konvexlinse so aufgestellt, daß die von ihr gesammelten und durch den Planspiegel des Mikroskopes nach oben geworfenen Strahlen in der Objektebene ein nur wenige Millimeter breites Spektrum bilden. Durch kleinste Drehungen des Spiegels wird die gewünschte Spektralfarbe auf das Daphnienauge geworfen. Zunächst brachte ich letzteres ins Gelbgrün und ermittelte durch abwechselndes Vorschieben und Zurückziehen eines angenähert farblos rauchgrauen Glases die Richtung der Verdunklungs- und Erhellungsbewegungen des Auges. Wurden danach die erwähnten kleinen Spiegelbewegungen vorgenommen, so ließ sich aufs schönste zeigen, daß bei Uebergang von Gelbgrün zu Rot eine starke, bei Uebergang von Gelbgrün zu Blau bzw. Violett eine geringere, aber doch immer deutliche Verdunklungsbewegung erfolgte. Umgekehrt hatte Uebergang von Violett oder Blau zu Gelbgrün deutliche, Uebergang von Rot zu Gelbgrün wesentlich ausgiebigere Erhellungsbewegung zur Folge.

Diese Versuche am Spektrum ergänzte ich wieder durch solche mit farbigen Glaslichtern. Im allgemeinen machte das Daphnienauge bei Uebergang von Blau zu Rot ausgiebige Verdunklungsbewegungen, bei Uebergang von Rot zu Blau ausgiebige Erhellungsbewegungen. Wurde aber das Blau sehr lichtschwach, das Rot sehr lichtstark gemacht, so erfolgte bei Uebergang von Blau zu Rot Erhellungsbewegung, bei Uebergang von Rot zu Blau Verdunklungsbewegung.

Meine Beobachtungen lehren die interessante Tatsache, daß für die fraglichen Augenbewegungen der Daphnien die Helligkeiten, in welchen die farbigen Lichter gesehen werden, von ausschlaggebender Bedeutung sind. Bei allen meinen Versuchen zeigten die Augenbewegungen der Daphnien in den hier wesentlichen Punkten eine solche Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes, wie es der Fall sein muß, wenn die relativen Helligkeiten der verschiedenen farbigen Lichter für das Daphnienauge ähnliche oder die gleichen sind, wie für das total farbenblinde Menschenauge.

Es ist wohl wahrscheinlich, daß bei den Daphnien die Augenbewegungen die Stellung bestimmen, die der ganze Körper zum Lichte einnimmt. Meine oben angeführten Beobachtungen an *Atylus* und *Podopsis* zeigen, daß diese Stellung des Körpers bei Krebsen nicht etwa nur durch Vermittlung von Augenbewegungen zustande kommt.

Von weiteren Befunden, die ich an einigen anderen Süßwasserkrebsen erheben konnte, seien hier nur folgende erwähnt: Nicht selten befanden sich in meinen Bassins außer den Daphnien kleine *Chydorus sphaericus*, die mit bloßem Auge als winzige, lebhaft bewegliche Pünktchen sichtbar sind. Sie eilen, anders als die Daphnien, bei den von mir benützten Lichtstärken auch nach mehrstündiger Dunkeladaptation lebhaft zum Lichte. Fiel in das längere Zeit dunkel gehaltene Bassin, in dem sich *Chydorus* und Daphnien gleichmäßig verteilt fanden, Licht von oben, so eilten erstere rasch in großen Scharen nach oben, während die Daphnien langsam zu Boden sanken, so daß nach kurzer Zeit beide Arten mehr oder weniger vollständig voneinander getrennt waren. Weiter fanden sich in solchen Bassins gelegentlich auch etwas größere Muschelkrebse (*Cypridopsis?*). Sie eilen unter ge-

Digitized by Google

wöhnlichen Verhältnissen meist dicht über dem Boden ihres Behälters hin und her; wird eine Stelle desselben stärker von oben her belichtet, so sammeln sie sich hier bald in großer Zahl, bleiben dabei aber vorwiegend in der Nähe des Bodens. Warf ich ein Spektrum mittels schräg gestellten Spiegels von oben in das Bassin, so eilten die Krebschen sofort aus dem Rot und Blau bezw. Violett dem Gelb und Grün zu und schwammen diesem nach, wenn das Spektrum verschoben wurde, blieben aber auch dabei stets nahe dem Boden des Gefäßes.

Weiter habe ich verschiedene Arten von Wassermilben (*Arrhenurus*, *Atax ypsilophorus* u. a.) zum ersten Male auf ihre Lichtreaktionen untersucht. Alle hatten ausgesprochene Neigung, zum Hellen zu schwimmen und zeigten im Spektrum sowie bei Untersuchung mit farbigen Glaslichtern in jeder Hinsicht ähnliches oder gleiches Verhalten wie die von mir untersuchten lichtliebenden Krebse. —

Die erste Mitteilung darüber, daß die Daphnien auf eine Lichtquelle zuschwimmen, machte TREMBLEY (1744). Die erste Untersuchung mit spektralen Lichtern nahm P. BERT (1869) vor, doch sind seine Angaben in allen hier wesentlichen Punkten unrichtig: es sollte nach ihm das Gelb, das Rot und das Grün die Daphnien viel rascher anziehen als das Blau, die große Mehrzahl der Tiere sammle sich vom Orange bis zum Grün, hinsichtlich der Helligkeit stünden für die Daphnien ebenso wie für uns die gelben Strahlen an der Spitze. J. LOEB (1911) zitiert BERTS Angaben gerade im wichtigsten Punkte unrichtig, indem er schreibt, daß nach BERT die Daphnien sich „hauptsächlich im Grün und Gelb" sammelten. Weiter macht LOEB die unrichtige Angabe, ich hätte ähnliche Versuche wie BERT mit ähnlichen Resultaten wiederholt; tatsächlich sind meine Ergebnisse von den BERTschen fundamental verschieden, und es war eine meiner Hauptaufgaben, die Fehler BERTS nachzuweisen und die tiefgreifenden Unterschiede zwischen der Helligkeitswahrnehmung der Daphnien und jener des normalen Menschen darzutun. BERT meinte, daß alle Tiere die spektralen Lichter sehen, die wir sehen, und daß „innerhalb des sichtbaren Spektralbereiches die Verschiedenheiten zwischen den Helligkeiten (pouvoirs éclairants) der verschiedenen farbigen Strahlungen für die Tiere die gleichen sind, wie für uns"; meine Untersuchungen brachten demgegenüber den Nachweis, daß die Helligkeitsverteilung im Spektrum für die Daphnien von jener für uns fundamental, und zwar ebenso verschieden ist, wie die Helligkeitsverteilung für einen total farbenblinden von jener für einen normalen Menschen.

LOEB schreibt, er habe BERTS und meine Versuche an Daphnien „mit demselben Erfolg wiederholt". Das vorstehende zeigt, daß LOEB die ganzen einschlägigen Versuchsreihen an Daphnien ausgeführt hat, ohne deren wesentlichste Aufgabe zu erkennen und ohne die fundamentalen Unterschiede zwischen BERTS und meinen Ergebnissen gewahr zu werden. Versuche, die, wie diese LOEBschen, gleichzeitig zwei einander ausschließende Befunde bestätigen, können bei Erörterung der uns hier beschäftigenden Fragen nicht wohl in Betracht gezogen werden.

BERT zog aus seinen fehlerhaften Beobachtungen an Daphnien den irrigen Schluß, daß überhaupt sämtliche Tiere „dieselben Strahlen und zwar mit der gleichen relativen Intensität sehen". Demgegenüber zeigte ich durch systematische Versuche an zahlreichen Wirbellosen und Wirbeltieren, daß von letzteren nur die bisher von mir untersuchten Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger sich so verhalten, wie es der Fall

Digitized by Google

sein muß, wenn ihre Sehqualitäten mit jenen des normalen Menschen übereinstimmen, während sämtliche bisher untersuchten Fische und Wirbellosen ein von jenem grundverschiedenes, und zwar solches Verhalten zeigten, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen.

Merejkowsky (1881), der an *Dias longiremis* und an *Balanus*-Larven experimentierte, kam zu dem Schlusse, daß das, was auf die Kruster wirke, nicht die Qualität, sondern ausschließlich die Quantität des Lichtes sei; „mit anderen Worten, die niederen Kruster besitzen die Perzeption jeder Lichtwelle und aller, selbst sehr kleiner Intensitätsunterschiede derselben, aber sie sind nicht imstande, die Natur der verschiedenen Wellenlängen zu unterscheiden; sie unterscheiden sehr gut die Intensität der Aetherschwingungen, ihre Amplitude, aber nicht ihre Zahl. Es ist also in der Art der Lichtwahrnehmung ein großer Unterschied zwischen den niederen Krustern und den Menschen, ja selbst zwischen ihnen und den Ameisen. Während wir die verschiedenen Farben und ihre verschiedenen Intensitäten sehen, sehen die niederen Kruster nur eine Farbe in den verschiedenen Variationen ihrer Intensität. Wir nehmen die Farben als Farben, sie nehmen sie nur als Licht war".

Dagegen kam Lubbock (1881) zu folgendem Ergebnisse: „Meine Versuche scheinen zu beweisen, daß es für die Daphnien, wenn sie auch im allgemeinen die Helligkeit der Dunkelheit vorziehen, doch ein gewisses Maximum der Erleuchtung gibt, über welches hinaus das Licht unangenehm hell für sie wird, und daß sie zwischen Licht von verschiedener Wellenlänge zu unterscheiden vermögen. Nach meiner Meinung ist der Nachweis, daß sie wirklich Farben empfinden, allerdings unmöglich, aber annehmen wollen, daß die Strahlen von verschiedener Wellenlänge auf ihre Augen einen von Farben verschiedenen Eindruck machen, heißt eine von Grund auf neue Hypothese aufstellen. Auf alle Fälle glaube ich dargetan zu haben, daß diese Krebschen zwischen Strahlen von verschiedenen Wellenlängen unterscheiden und diejenigen vorziehen, welchen unseren Augen als Gelb und Grün erscheinen." An anderer Stelle sagt er im Anschlusse an letztere Angabe: „Ob es ihnen auch wirklich so erscheint, wie uns, das ist freilich eine andere und schwierig zu beantwortende Frage, die außerdem zurzeit noch nicht einmal für die höheren Tiere gelöst worden; auch beanspruche ich natürlich für die Flohkrebse keinen ästhetischen Sinn für das Schöne. Man darf aber nicht vergessen, daß sie sich von kleinen Algen und anderen kleinen pflanzlichen Organismen ernähren, deren hauptsächliche Färbung gelb, gelbgrün und grün ist. Von vornherein liegt daher in ihrer Vorliebe für diese Farben gar nichts Unwahrscheinliches, im Gegenteil."

J. Loeb hatte früher (1890) für Daphnien, wie für alle anderen von ihm untersuchten Wirbellosen irrigerweise angenommen, daß die stärker brechbaren Strahlen des Spektrums ausschließlich oder doch stärker wirksam sein sollten, als die schwächer brechbaren. Nachdem er meine Versuche wiederholt und bestätigt hatte, schloß er sich meiner Darstellung über die Verteilung der Daphnien im Spektrum an. Seine Angabe, die Daphnien seien „zu groß für exakte Bestimmungen über den relativen heliotropischen Effekt der verschiedenen Teile des Spektrums", ist nicht zutreffend, sofern man, wie ich es tat, Spektren von 20—30 cm Breite benützt. Aus seiner Angabe geht hervor, daß er mit viel zu schmalen Spektren arbeitete.

Digitized by Google

YERKES fand (1899) *Simocephalus vetulus* positiv heliotropisch, er ziehe im Gasspektrum Orange und Gelb vor. *Cyclops parcus* fand er nicht „photopathisch."

Aus der hier gegebenen Zusammenstellung geht hervor, daß man vor meinen Untersuchungen sämtlichen verschiedenen Lichtern des Spektrums vom Orange bis zu den kurzwelligen Strahlen die wesentliche Wirkung auf die in Rede stehenden Krebse zugeschrieben hat. —

Bisher fand ich unter den Krebsen erst eine Art, die unter normalen Verhältnissen stets das für sie Dunkle aufsucht und deren große Empfindlichkeit gegen geringe Lichtstärkenunterschiede sie für messende Beobachtungen genügend geeignet macht. Es ist *Artemia salina* (Branchiopode), auf deren Lichtempfindlichkeit mich Herr Kollege CORI aufmerksam machte. Gegen sehr geringe absolute Lichtstärken sind die dunkeladaptierten Tiere so empfindlich, daß sie z. B. in einem großen Dunkelzimmer mit mattschwarzen Wänden, wenn in 7 m Entfernung ein Zündholz entflammt wird, alle rasch von der Lichtquelle wegfliehen.

Die Neigung der Artemien, ins Dunkle zu schwimmen, machte die Ausarbeitung besonderer Beobachtungsmethoden erforderlich, die voraussichtlich auch zur Untersuchung anderer lichtscheuer Tiere (z. B. Ameisen, Fliegenlarven u. a. m.) geeignet sein dürften; ich habe dieselben an anderer Stelle (1911) eingehend beschrieben. Zu messenden Untersuchungen erscheint insbesondere mein Verfahren der kompensatorischen Belichtung mit kontinuierlich variablen Reizlichtern geeignet: die Tiere werden von einer Seite den einzelnen spektralen, von der anderen einem abstufbaren Mischlichte in geeigneter Weise ausgesetzt; unter der Wirkung dieses letzteren fliehen sie verschieden bald in die verschiedenen Lichter des Spektrums zurück, bei allmählich zunehmender Lichtstärke des Mischlichtes zuerst ins Rot, dann ins Gelb und Blau, zuletzt ins Gelbgrün bis Grün des Spektrums usf.

Eine Angabe von STEUER (1911), wonach Artemien durch Säuren, insbesondere CO_2 „positiv phototaktisch" gemacht werden, konnte ich bestätigen; goß ich etwas CO_2-haltiges Wasser in den Behälter, so sammelten sich die bis dahin lichtscheuen Tiere bald an der Lichtseite; wurden sie in einen Behälter mit gewöhnlichem Wasser zurückgebracht, so waren sie nach wenigen Minuten wieder lichtscheu.

Ich wies schon bei Besprechung des Lichtsinnes der Fische darauf hin, daß der Laie nicht selten Beweise für Vorhandensein von Farbensinn in Tatsachen erblickt, die für den mit der Farbenlehre Vertrauten die Uebereinstimmung der Sehqualitäten der untersuchten Tiere mit jenen des total farbenblinden Menschen wahrscheinlich machen und keinesfalls als Beweis für Farbensinn gelten können. In dieser Hinsicht sind die Angaben von MINKIEWICZ (1907—09) über den Einsiedlerkrebs (*Pagurus*) von Interesse. Er fand denselben „positiv phototropisch", bei Wahl zwischen grünen und blauen Flächen ging er zu den grünen, bei Wahl zwischen Rot und Blau oder Grün suchte er Blau oder Grün auf. Nach meiner Auffassung war solches vorauszusagen, sofern auch bei *Pagurus* die Sehqualitäten die gleichen sind, wie bei den von mir untersuchten Krebsen und beim total farbenblinden Menschen. MINKIEWICZ schloß aus seinen Befunden zu Unrecht auf Farbensinn bei *Pagurus*, und zwar auf eine ganz eigenartige Wirkung der grünen Strahlen, „Chlorotropismus".

Digitized by Google

Hielt er die Tiere längere Zeit in nicht gewechseltem Seewasser, so änderten sie („indem sie nach und nach einer Vergiftung durch ihre eigenen Exkremente und Asphyxie oder auch nur einem der beiden Faktoren erliegen") „ihren Chlorotropismus in Erythrotropismus und wenden sich der roten Hälfte des Gefäßes zu. Noch sonderbarer ist es, daß die Krebse bei grünem und violettem (oder blauem) Boden die letztere Farbe wählen, wiewohl sie jetzt das Tageslicht fliehen. An die Grenzlinie von Rot und Blau gesetzt, begeben sich die intoxizierten Paguriden auf die rote Farbfläche". Auch hier konnte dieses Verhalten des negativ phototropisch gewordenen Krebses gegenüber den farbigen Lichtern, das MINKIEWICZ als sonderbar bezeichnet, nach meinen Befunden bestimmt vorausgesagt werden; denn allen bisher untersuchten Krebsen erscheint, ebenso wie dem total farbenblinden Menschen, das Blau und Violett des Spektrums dunkler als das Grün.

Ueberlegungen ähnlicher Art gelten für die Versuche, aus welchen MINKIEWICZ auf Farbensinn bei jenen merkwürdigen Krebsarten schloß, die die Gewohnheit haben, sich mit kleinen beweglichen Gegenständen ihrer Umgebung, wie Pflanzenteilen etc., zu maskieren (*Maja, Pisa, Stenorhynchus, Inachus* u. a.). Er stellte farbige Aquarien her, indem er an die Außenseiten der Glasbehälter gefärbte Kartons legte, während die Bassins von oben diffus belichtet waren. In ein grünes Aquarium dieser Art brachte er rote und grüne Seidenpapiere; die darin befindlichen Tiere bekleideten sich nur mit den grünen Stücken, in einem weißen nur mit den weißen usw. In ein Aquarium, von dem er die eine Hälfte gelb, die andere violett gefärbt hatte, brachte er aus einem gelben „Vorbereitungsaquarium" gelb maskierte, und aus einem ebensolchen violetten violett maskierte Krebse; die gelb maskierten Krabben gingen in die gelbe Hälfte, die violetten in die violette. Nur in einem schwarzen Aquarium, das von oben mit zerstreutem Tageslichte bestrahlt war, nahmen die *Maja* alle farbigen und die weißen Schnitzel und ließen die schwarzen Stücke unberührt, nach MINKIEWICZ, weil sie hier „ohne jede chromotropische Stimmung sind"; daher werde hier „jede Farbe chromotropisch effektiv sein". Aehnlich sah später DOFLEIN (1910) grüne Exemplare von *Leander xiphias* den grünen Untergrund, gelbe den gelben aufsuchen, ebenso gingen nach KEEBLE und GAMBLE *Hippolyte* in Behältern mit verschiedenfarbigen Wasserpflanzen stets zu jenen, die ihrer eigenen Farbe entsprachen.

In welcher Weise Beobachtungen mit diesen Krebsen angestellt werden müßten, um Antwort auf die Frage nach einem etwaigen Farbensinne bei ihnen zu erhalten, ist aus meinen Untersuchungen leicht zu entnehmen: In erster Linie wäre festzustellen, ob die sich maskierenden Krebse zwischen farbigen und farblosen Schnitzeln von gleichem farblosen Helligkeitswerte zu unterscheiden vermögen, bei Einteilung des Aquariums in verschieden gefärbte Partien wären solche farbige Lichter zu wählen, die für den total farbenblinden Menschen gleichen Helligkeitswert haben usw.

Uebrigens ist zu bemerken, daß bei Wiederholung der MINKIEWICZschen Versuche mit *Libinia* PEARSE (1909, zitiert nach MAST, 1911) keine Uebereinstimmung der Maskierungsfarbe mit jener der Umgebung fand. MAST, der diese Versuche selbst mitanstellte, sah gleichfalls nichts von Farbenauswahl und gibt an, daß BATESON (1887) ähnliches bei *Stenorhynchus* gefunden habe. Auch in neueren Versuchen konnte MAST (1911) die Angaben von MINKIEWICZ nicht bestätigen.

Digitized by Google

Demoll (1909) beobachtete bei *Squilla mantis* eine „Lichtschutzreaktion" der Augen auf einfallendes Licht; die Augenlängsachse wird so gestellt, „daß die Seitenwände der Augen möglichst vor senkrecht einfallenden Strahlen geschützt werden". Bei Einwirkung verschiedenfarbiger Glaslichter zeigten die Tiere je nach Intensität und Farbe des einfallenden Lichtes eine geringere oder ausgesprochenere Horizontalstellung der Augen. „Die Wirkung des kurzwelligen (blauen) Lichtes ist noch stärker als die des langwelligen (roten) von der siebenfachen Intensität." Da keine genaueren Angaben über die Art der benutzten farbigen Gläser gemacht werden, lassen sich hier Demolls Befunde zu den unserigen an anderen Krebsarten nicht wohl in Beziehung bringen. Es ist nach meinen Untersuchungen leicht ersichtlich, in welcher Weise solche Versuche anzustellen wären, um mit den meinigen verglichen werden zu können. Die offenbar sehr geringe Wirkung des benutzten roten Lichtes macht es wohl wahrscheinlich, daß auch für *Squilla* der Helligkeitswert des Rot ein ähnlich geringer sein dürfte, wie für die von mir untersuchten Krebse. (Demoll schließt aus seinen Versuchen auf Farbensinn bei Krebsen: „denn die Schmuckfarben, die bei vielen Arten die Männchen und auch die Weibchen zur Paarungszeit zeigen, müssen wir wohl, wie Weismann gezeigt hat, als durch geschlechtliche Zuchtwahl entstandene sekundäre Geschlechtscharaktere auffassen".)

Graber (1885) gab für *Gammarus locusta* an, er sei gleichgültig gegen Helligkeit, ziehe aber hellem Rot ein dunkles Grün und Blau vor. *Idothea tricuspidata* sei hochgradig „leukophil" und habe „lebhafte Blausympathie contra Rot". Driesch (1890) fand bei ähnlicher Versuchsanordnung *Carcinus maenas* bei Hell-Dunkelwahl dunkelhold, bei Rot-Blauwahl rothold, bei einseitiger Rot- oder Blaubelichtung photophob. Es bedarf keiner Wiederholung, daß auch alle diese Angaben für die Frage nach einem Farbensinne bei Krebsen nicht verwertet werden können. —

Wir kommen zu den interessanten Beobachtungen über die Fähigkeit gewisser Krebsarten, die Farbe ihres Körpers bis zu einem gewissen Grade der Färbung des sie umgebenden Mediums anzupassen.

Die ersten Untersuchungen über Farbänderungen bei Krustern verdanken wir Pouchet (1872), der hauptsächlich an *Palaemon serratus* und *Crangon vulgaris*, gelegentlich auch an *Hippolyte* arbeitete. Er wies insbesondere schon die Abhängigkeit der Farbänderungen von den Augen nach und fand geblendete Tiere dauernd dunkel gefärbt, bis die Augen sich regeneriert hatten. Ein weiteres Verdienst von Pouchet ist es, den ausschlaggebenden Einfluß der Helligkeit des Grundes, auf dem die Tiere sich befinden, gegenüber dem der direkten Bestrahlung nachgewiesen zu haben.

Von den sorgfältigen Untersuchungen von Keeble und Gamble (1904) sei hier folgendes wiedergegeben:

Manche Krebsarten erfahren eine den Tag- und Nachtzeiten entsprechende periodische Aenderung ihres Pigmentes: Zoëa von *Palaemon squilla*, die dauernd dunkel gehalten wurden, zeigten gegen Abend komplette Kontraktion, gegen Morgen erneute Ausdehnung ihrer Chromatophoren. Im Dunkeln kontrahieren sich die Chromatophoren bei *Hippolyte*, *Macromysis* und *Palaemon* vollständig, zum Teile schon in 10 Minuten und weniger, zum Teile erst in 1—2

Digitized by Google

Stunden. Bei *Hippolyte* tritt gleichzeitig ein diffuser blauer Farbstoff auf. Auf weißem Grunde wird das Pigment gleichfalls vollständig zusammengezogen, die Kontraktion erfolgt hier oft in weniger als einer Minute. Auf schwarzem Grunde von oben belichtet werden die Tiere rasch durch Ausdehnung der Chromatophoren dunkel, *Macromysis nigra* fast schwarz, *Palaemon* gesprenkelt gelb, orange oder braun; die fraglichen Färbungsphasen dauern, solange die Belichtungsbedingungen die gleichen bleiben; das Verhalten auf weißem bzw. schwarzem Grunde ist unabhängig von der Intensität der benützten Lichtquelle.

Nach Entfernung der Augen wird *Hippolyte* durch Pigmentzusammenziehung durchsichtig wie bei Nacht. Isolierte Hautstücke von *Macromysis* und *Palaemon* zeigen bei Belichtung Ausdehnung der Chromatophoren; diese sind also auch direkt für Licht erregbar, und hier ist die Aenderung der Lichtintensität von Bedeutung, der Farbwechsel vorübergehend; gewöhnlich aber wird diese direkte Lichtwirkung übertönt von der entgegengesetzt wirkenden, durch die Augen vermittelten. Weiter zeigten KEEBLE und GAMBLE, daß die Körperfärbung in gleicher Weise wie bei gewöhnlicher Belichtung auch dann erfolgt, wenn das Licht von unten kommt und die obere Körperhälfte belichtet bzw. verdunkelt wird.

Die Autoren weisen auf Versuche von POULTON (1887, vgl. 1890) hin, der für gewisse Lepidopterenlarven *(Gastropacha, Odontoptera, Amphidasis)* angibt, daß weißer Grund die Bildung von Pigment in den Larven hindere, schwarzer dagegen sie fördere, und zwar gleichfalls unabhängig von Lichtstärke und Färbung des benützten Lichtes.

Die Fähigkeit der Farbänderung ist nicht in allen Lebensperioden die gleiche: KEEBLE und GAMBLE fanden ausgewachsene *Hippolyte varians* nur in geringem Maße fähig, auf Aenderung der umgebenden Farben mit Farbenänderung zu antworten, und nur ein Teil der Tiere zeigte solche Aenderungen; es erforderte eine Woche oder mehr Zeit, um eine grüne in eine braune *Hippolyte* zu verwandeln. Tiere von mittlerer Größe zeigten die Fähigkeit der Farbenänderung deutlicher ausgesprochen; die Hälfte blieb unverändert, ein Drittel der Tiere verwandelte sich in etwa 8 Tagen von rot in grün, die übrigen blieben in einem Zwischenstadium, gelb, gelbgrün, stumpfgrün. Junge, durchsichtige und fast farblose Tiere waren für rotbraune Unterlagen zum Teile schon nach einem Tage sympathisch gefärbt, 11 von 17 Exemplaren nach 2 Tagen. Aehnlich wurden auf grüner Unterlage anfangs durchsichtige Tiere in einem Tage grün. Von 6 solchen grün gewordenen Tieren, die auf braune Unterlagen gebracht wurden, waren nach 3 Tagen 3 braun geworden.

MINKIEWICZ (1906) ist der Meinung, daß bei *Hippolyte varians* jede der chromatischen Variationen dieser Tierart „einen eigenartigen Chromotropismus aufweist, indem sich das Tier stets dem Milieu zuwendet, dessen Farbe es selbst am Körper trägt". Die Fähigkeit der Färbung zeigen auch nach ihm vor allem junge, frisch aus der Larve umgewandelte, aber auch ältere Tiere, doch dauere es bei diesen im Versuchsaquarium oft ca. eine Woche lang. Durch Zucht in Glasbehältern mit farbigen Papierböden oder Deckeln konnte MINKIEWICZ auch bei größeren Exemplaren solche Färbungen herbeiführen.

„Wird eine *Hippolyte* auf irgendwelche Art in ein andersfarbiges dissonierendes Milieu gebracht, z. B. eine grüne auf roten Untergrund, so ändert sich nach einiger Zeit die Farbe in ein dem Milieu entsprechendes Rot, und demgemäß ändert sich auch ihr Chromotropismus, in unserem Falle Chlorotropismus in Erythrotropismus." Daß auch solche Versuche keinen Schluß auf einen Farbensinn der betreffenden Tiere gestatten, bedarf keiner neuen Erörterung.

Digitized by Google

JOURDAIN (1878) fand *Nika edulis* im Tages- oder Sonnenlicht durchsichtig, ganz leicht bräunlich, im Dunkeln wurde sie nach kürzerer oder längerer Zeit rot; sie ist also des Nachts anders gefärbt als am Tage. Bei 0° liegt das Tier auf der Seite, ist nicht mehr durchsichtig und mit mattweißen Flecken bedeckt. Nach Entfernung der Augen wird es rot, nahe bei 0° entfärbt es sich aber wieder, die Färbung kehrt bei Erwärmen zurück. (Die Tiere verhielten sich nicht alle gleich.) Wenn eine geblendete, rot gewordene *Nika* längere Zeit sehr hellem Lichte ausgesetzt war, so verlor das Rot an Intensität. JOURDAIN schließt aus seinen Versuchen, daß das Licht seine Wirkung hauptsächlich, aber nicht ausschließlich durch Vermittlung des Sehorgans ausübe.

Eingehendere Untersuchungen über Helligkeitswechsel bei Krebsen wurden insbesondere an *Idothea tricuspidata* angestellt, die ersten einschlägigen Angaben verdanken wir PAUL MAYER (1879). Er fand in ein weißes Gefäß gebrachte Tiere schon nach einer halben Stunde viel heller, sie hoben sich schließlich nur noch wenig von dem weißen Grunde ab, während sie in einem dunklen Gefäße braunschwarz wurden; bei Vertauschen der Gefäße kehrte sich in kurzer Zeit die Färbung um. Nach Zerstören beider Augen behielten sie die Farbe, die sie vermöge ihrer Umgebung schon angenommen hatten, sofern die Augen radikal entfernt waren; nach Entfernung nur eines Auges war der Erfolg unsicher.

Weiter stellte MATZDORFF (1882) eingehende und sehr sorgfältige Untersuchungen an *Idothea* an. Das für uns Wesentliche von seinen Befunden ist folgendes: „War nur ein Auge geblendet, so trat keine Aenderung in der Art oder im Umfange der Umfärbung ein; war dagegen das Tier völlig geblendet, so blieb die Umfärbung stets aus". Die völlig geblendeten verhielten sich im übrigen nach kurzer Zeit, höchstens einigen Stunden, stets wie völlig intakte. Künstliche Verdunklung wirkte ebenso wie ein schwarzes Gefäß; während die Tiere durch das Schwinden des Tageslichtes nicht zu der chromatischen Funktion veranlaßt wurden, dilatierten sich sofort ihre Chromatophoren, wenn das Gefäß, in dem sie sich befanden, künstlich verdunkelt wurde. Dasselbe hat POUCHET (1876) bei Decapoden beobachtet. Die Tiere sollen „bei Nacht stets die Färbung behalten, die sie am Tage zuvor besaßen". MATZDORFF zeigte ferner, daß das Licht die Chromatophoren bei *Idothea* nicht direkt beeinflußt, sondern nur durch Vermittlung der Augen.

Nach BAUER (1905) sollen die Chromatophoren sich mit Eintritt der Dunkelheit ganz zusammenziehen und punktförmig werden, um sich mit Sonnenaufgang wieder auszudehnen. Dagegen wirke künstliche Verdunklung bei Tage wesentlich anders, indem die Tiere bei vollkommenem Lichtabschluß, ebenso wie bei Lackieren der Augen, „mittelgrau" werden sollen; sie ändern jetzt ihre Farbe nicht mehr, wenn sie auf schwarzen oder weißen Grund gebracht werden.

Mittelgraue Tiere wurden in einen innen geschwärzten Kasten gebracht, der unten und oben eine Glühbirne hatte; zündete man nur die untere oder die obere Birne an, so wurden bis dahin mittelgraue Tiere ganz schwarz, ebenso außerhalb des Kastens solche Tiere, deren dorsaler oder ventraler Augenteil lackiert worden war, bei Belichtung von unten bzw. oben. (Es sind dies also im wesentlichen die gleichen Versuche, die früher KEEBLE und GAMBLE bei *Hippolyte* angestellt hatten, s. o.) Weiter gibt BAUER an, einseitiger Lichtabschluß erzeuge

Digitized by Google

„Schwarz", vollkommener Lichtabschluß erzeuge „Mittelgrau". Er glaubt „hiermit das Vorkommen simultanen Helligkeitskontrastes für die untersuchten Tiere sichergestellt zu haben". Demgegenüber hat schon DEMOLL (1909) mit Recht darauf hingewiesen, daß die Annahme eines simultanen Kontrastes nach BAUERS Versuchen „zum mindesten nicht begründet" scheint.

DÖDERLEIN (vgl. DOFLEIN) fand einen Krebs, der zwischen den schwarz-weiß geringelten Stacheln eines Seeigels lebt, am Körper und an den Beinen mit gleichen Streifungen versehen. Für ausgewachsene *Leander xiphias* konnte DOFLEIN (1910) auf verschieden gefärbtem Grunde keine entsprechende Farbänderung sehen, wohl aber sah er eine gewisse Form periodischen Farbwechsels, indem die Tiere gegen Abend glasartig durchsichtig wurden. Das gleiche Verhalten zeigten sie in starkem Lichte. Nach 3—4 Wochen Dunkelaufenthalt waren vorher schön grüne Tiere im allgemeinen rot gefärbt (die Tiefseeformen der Decapoden sind vorwiegend rot oder fahlweiß); geblendete Tiere wurden braungelb infolge von Schwinden des blauen Farbstoffes; in der Kälte waren sie nach 2—3 Tagen „knallblau" geworden.

Im folgenden gebe ich einen Ueberblick über einige weitere, die Lichtreaktionen bei Krebsen betreffende Angaben:

Für *Simocephalus* gab YERKES (1900) an, diffuses Tageslicht rufe stärkere positive Reaktion hervor, als direktes Sonnenlicht; *Daphnia* zeige bei Zunahme der Lichtintensität lebhafte Bewegungen (nach meinen Beobachtungen [s. o.] gilt dies nur für helladaptierte Tiere, während dunkeladaptierte sich im allgemeinen entgegengesetzt verhalten). „Kontakt mit den Wänden einer Pipette scheint die negativen Tiere positiv zu machen. Dies ist zweifellos richtig für *Cypris*, fraglich für *Daphnia*." Die heliotropische Reaktion fand er von der Temperatur unabhängig. „Die richtende Wirkung des Lichtes ist für diese Formen so stark, daß es sie in schädliche Säurelösung führt."

Nach HOLMES (1901) sind alle aquatilen Arten von Amphipoden negativ phototaktisch, dagegen die 3 von ihm untersuchten terrestrischen Formen positiv, um so ausgesprochener, je weniger die Art für gewöhnlich dem Lichte ausgesetzt ist. *Orchestia agilis* wird, wenn sie dunkel gehalten worden war, vorübergehend negativ phototaktisch; je heller das Licht ist, dem sie dann ausgesetzt wird, desto rascher wird sie wieder positiv, um so rascher, je höher die Temperatur ist, und sie bleibt so im stärksten Lichte. Setzt man solche Tiere weniger hellem Lichte aus, so werden sie vorübergehend negativ. In Wasser gebracht, werden sie rasch negativ, und zwar im Seewasser dauernd, im Süßwasser dagegen sind sie einige Zeit vor dem Tode wieder positiv.

Wird ein Auge von Landamphipoden geschwärzt, so veranlaßt dies, ebenso wie bei einigen positiv phototaktischen Insekten, Kreisbewegungen des Tieres, bei welchen das ungeschwärzte Auge nach dem Kreismittelpunkte gerichtet ist, bei negativ phototaktischen Amphipoden hat Schwärzen eines Auges entgegengesetzt gerichtete Kreisbewegungen zur Folge.

Bei *Talorchestia* und einigen Insekten hat halbseitige Hirndurchschneidung Aufhören der positiven Phototaxis zur Folge.

KEEBLE und GAMBLE zeigten (1904), daß bei *Macromysis flexuosa* die Art des Phototropismus vom Grunde abhängt, auf dem das Tier sich befindet: Auf weißem Grunde schwimmt es von der Lichtquelle weg, auf schwarzem dagegen auf sie zu, auch dann, wenn die Lichtstärke stark herabgesetzt wird. Aehnlich wie weißes wirkte das von den Autoren benutzte monochromatische Licht. *M. inermis* (ähnlich

Digitized by Google

auch *Hippolyte varians*) verweilt auf dunklem Grunde in horizontaler oder leicht schräger Stellung, auf weißem stellt sie sich vertikal auf und bleibt so stundenlang, ohne sich zu bewegen."

Die Richtung der durch das Licht ausgelösten Bewegung ist für die Zoëa von *Hippolyte* die gleiche, wie für die erwachsenen Tiere; bei *Palaemon* dagegen ist die Zoëa positiv, das erwachsene Tier negativ phototropisch. *Hippolyte* sucht weißen Grund, *Macromysis* und *Palaemon* dagegen schwarzen auf. Versuche mit gefärbten Lichtern führten nicht zu eindeutigen Ergebnissen.

Smith (1905) fand *Gammarus annulatus*, wenn er die Tiere aus dem Dunkeln in ein konstantes Licht von 30—110 Meterkerzen brachte, in den ersten 10 Minuten indifferent (schwach positiv oder negativ phototropisch); danach entwickelte sich rasch ein starker positiver Phototropismus, der in ungefähr einer Stunde sein Maximum erreichte. Das Retinalpigment, das im Dunkelauge an den distalen und proximalen Enden der Netzhautzellen angehäuft ist und die Rhabdome der reflektierenden Wirkung des akzessorischen Pigmentes aussetzt, scheidet die nervösen Elemente im Lichtauge völlig ein, so daß das akzessorische Pigment nicht mehr als Reflektor wirken kann. Der Uebergang von der Dunkel- zur Hellstellung erfolgt in den ersten 15 Minuten der Belichtung rasch, danach langsamer, bis er in etwa einer Stunde vollständig ist.

Ueber Umkehr des Phototropismus bei *Labidocera* (Amphipode) finden wir Angaben bei Parker (1902). Hadley (1908) fand Hummerlarven 2 Tage nach dem Ausschlüpfen auf Licht positiv reagierend, danach wurden sie negativ, blieben so bis kurz vor der Häutung, wurden dann aber wieder positiv. Nach Loeb sind die Larven von *Limulus* nach dem Ausschlüpfen zuerst positiv, werden aber später negativ heliotropisch.

An großen, mit Algen gefüllten Glasgefäßen, welche ich einen Tag in die Nähe des Fensters gestellt hatte, beobachtete ich, daß zwischen den Algen vorhandene Flohkrebse (*Gammarus pulex*) sich in großen Mengen auf der Lichtseite sammelten; genauere Untersuchungen konnte ich nicht vornehmen.

Minkiewicz (1907) fand die frisch ausgeschlüpften Larven von *Maja squinado* „ausgesprochen positiv phototropisch und heliotropisch"; sie gingen stets gegen das Violett, wenn dieses fehlte, nach dem Blau usw.

Doflein (1910) fand *Leander xiphias* in größeren Aquarien anscheinend nicht von Licht beeinflußt; in einem engen Gefäße bemühten sich die gegen das Dunkle gestellten Krebse, sich nach der Lichtseite umzudrehen; war ihnen dies nicht möglich, so bogen sie ihre langen Stielaugen so weit wie möglich nach hinten, so daß eine möglichst große Oberfläche derselben dem Lichte zugewandt war. Eine deutliche Reizbarkeit gegenüber Belichtung und Beschattung war nicht zu erkennen.

Die Larven von *Palaemonetes* schwimmen nach Lyon mit dem Schwanzende voran und auf dem Rücken liegend der Lichtquelle zu.

Loeb (1900) hat zuerst gezeigt, daß es durch Zusatz von Säuren (namentlich CO_2), Alkoholen und durch Temperaturerniedrigung gelingen kann, gegen Licht gleichgültige Tiere „heliotropisch" zu machen oder einen vorhandenen Heliotropismus zu steigern, so bei Daphnien (namentlich jungen), bei Copepoden, bei *Gammarus* und auch bei einer Alge (*Volvox*). Durch Temperaturerniedrigung gelang ihm solches bei marinen Copepoden und bei *Polygordius*-Larven. Letztere konnten durch vorsichtiges Erwärmen bis zu 29° sowie durch Verminderung der Konzentration ihres Seewassers negativ heliotropisch gemacht werden.

Cypridopsis (1906) soll nach Towle durch Erschütterung positiv heliotropisch werden können, *Gammarus* wird nach Loeb durch Erschütterung plötzlich vorübergehend negativ heliotropisch. Ueber den Einfluß plötzlicher Aenderungen der Lichtstärke auf den Sinn des Heliotropismus verdanken wir Bohn (vgl. 1909) interessante Studien.

Digitized by Google

Der hier gegebene Ueberblick über die bisherigen Lichtsinnuntersuchungen an Krebsen zeigt, wie verbreitet die Lichtreaktionen bei diesen sind und in wie mannigfacher Weise sie zum Ausdrucke kommen; die Bedingungen und Ursachen mancher Eigentümlichkeiten, wie z. B. der Umkehr von Lichtliebe in Lichtscheu, sind noch nicht genügend geklärt.

Was die Frage nach einem Farbensinne bei Krebsen angeht, so macht von sämtlichen bisher von zoologischer Seite angestellten Untersuchungen keine einzige das Vorkommen eines solchen auch nur wahrscheinlich. Von den Angaben, aus welchen die Autoren auf Farbensinn schlossen, entspricht keine den Anforderungen der wissenschaftlichen Farbenlehre, manche derselben weisen darauf hin, daß die Sehqualitäten der untersuchten Krebsarten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen. Die mit meinen Methoden untersuchten Krebse, die „lichtliebenden" sowohl wie die „lichtscheuen", verhielten sich sämtlich so, wie sich auch total farbenblinde Menschen verhalten würden, die, unter entsprechende Bedingungen gebracht, stets die für sie hellsten (bzw. dunkelsten) Stellen aufzusuchen sich bestrebten.

B. Insekten.

a) Raupen.

Von verschiedenen Raupenarten, die ich untersuchte, erwiesen sich bisher jene der Gespinstmotte (*Hyponomeuta variabilis*) und des Goldafters (*Porthesia chrysorrhoea*) zu Lichtsinnversuchen gut geeignet. Die etwa 1—2 cm langen Raupen von *Hyponomeuta* krochen, wenn sie genügend frisch in ein Gefäß mit planparallelen Spiegelglaswänden gebracht wurden, meist sofort vorwiegend an der der Lichtquelle zugekehrten Glaswand lebhaft bis zum Deckel in die Höhe; wurde das Gefäß umgedreht, so daß sie sich wieder unten befanden, so eilten sie alsbald von neuem nach oben; es war daher leicht, ihr Verhalten in verschiedenen farbigen Lichtern zu beobachten, während sie sich fortgesetzt nach oben bewegten.

Bringt man ein Gefäß mit ca. 30—40 Tieren so vor eine photometrische Vorrichtung, daß die eine seitliche Hälfte stark, die andere schwach von dem Lichte zweier passend aufgestellten Glühlampen bestrahlt ist, so kriecht in der helleren Hälfte die Mehrzahl der Raupen meist angenähert vertikal nach oben, während in der weniger hellen die meisten schräg, den Kopf der helleren Hälfte zugekehrt, aufwärts gehen. Nach einigen Minuten bilden ihre Körper meist eine gerade Linie, die mit der Vertikalen einen mehr oder weniger großen Winkel einschließt. Verschiebt man nun die Photometerlampen rasch so, daß die bisher für uns hellere Hälfte die dunklere, die andere die hellere wird, so wendet fast augenblicklich die Mehrzahl der Raupen in der jetzt dunkleren Hälfte den Vorderkörper suchend nach rechts und links, in den nächsten Sekunden bildet der Körper der meisten eine krumme Linie mit der Konkavität nach der helleren Hälfte, wieder einige Sekunden später bildet er von neuem eine Gerade, deren oberes Ende wieder nach der helleren Hälfte sieht.

Wird auf einem Parallelwandgefäße mit solchen Raupen ein Spektrum von passender Breite entworfen, so kriechen sofort die Tiere im Rotgelb bis Gelb wie auch jene im Grünblau, Blau und Violett schräg nach oben in der Richtung nach dem Gelbgrün zu. Im

Digitized by Google

Gelbgrün und Grün kriechen sie angenähert senkrecht nach oben. Nach einigen Minuten hat die Mehrzahl der Raupen sich im gelblichen Grün zu einem dichten Knäuel gesammelt, im Gelb sind schon weniger, im Gelbrot und Rot des Spektrums noch weniger Tiere, im Grünblau sieht man noch einige, im Blau und Violett meist nur wenige Raupen. Verschiebt man das Gefäß so, daß die eben im Gelbgrün angesammelten Raupen etwa ins Rot kommen, so wenden diese sich bald wieder dem Grün zu; das gleiche geschieht bei Verschieben des Behälters in entgegengesetzter Richtung, doch ist die Wanderung aus dem Blau und Violett nach dem Grün in der Regel weniger rasch und lebhaft als jene aus dem Rot.

Bringt man eine einzelne Raupe auf eine vertikale Glasplatte, so kriecht sie an dieser bei gleichmäßiger Belichtung mit diffusem Tageslichte oder auch im Gelbgrün des Spektrums senkrecht nach oben. Ins Rot des Spektrums gebracht biegt sie schon in den ersten Sekunden ihren Vorderkörper gegen das Gelbgrün. Verschieben der Glasplatte ins Blau hat zur Folge, daß das Tier fast augenblicklich den Vorderkörper nach der entgegengesetzten Seite wie vorher, also wieder dem Grün zu wendet; ich konnte durch derartige Verschiebungen eine Raupe im Verlaufe weniger Minuten 6—8mal zur Aenderung ihrer Kriechrichtung veranlassen.

Wird mittels der in Fig. 6a wiedergegebenen photometrischen Vorrichtung die eine Gefäßhälfte mit rotem, die andere mit blauem Glaslichte bestrahlt, so suchen die Tiere die blaue Hälfte auch dann auf, wenn unserem helladaptierten Auge bei voller Lichtstärke das Rot deutlich heller erscheint als das Blau. Daß den Raupen die blaue Hälfte heller erscheint als die rote und sie sie deshalb, nicht etwa wegen einer allgemein stärkeren Wirkung kurzwelligen Lichtes, aufsuchen, läßt sich wieder leicht zeigen, indem man das Rot lichtstärker, nötigenfalls gleichzeitig das Blau lichtschwächer macht. Man erreicht so bald, daß die Raupen aus dem Blau nach dem Rot kriechen. Bei Untersuchung beider Lichter mit dunkeladaptiertem Auge nach gleichmäßiger Herabsetzung ihrer Lichtstärken mittels Episkotisters erscheint jetzt auch für uns von den beiden (nun farblos gesehenen) Hälften die dem Rot entsprechende heller als die andere. (Diese Versuche stellte ich mit mäßig helladaptierten Raupen an, da die Tiere, wenn sie dunkel gesetzt wurden, sich meist bald in ein dichtes Gespinst einschlossen und dann für meine Zwecke nicht mehr zu brauchen waren.)

Weitere größere Versuchsreihen nahm ich mit Raupen von *Porthesia chrysorrhoea* vor. Im Dunkeln lagen diese Tiere meist mehr oder weniger unbeweglich am Boden des Gefäßes. Bei Bestrahlung des letzteren von der Seite her mit einer beliebigen Lichtquelle begannen sie an der Glaswand emporzukriechen, und zwar regelmäßig an den stärkst belichteten Stellen zuerst und rascher als an den weniger belichteten; durch passende Abstufung der Lichtstärke erreichte ich leicht, daß sie nur an den stärkst belichteten Stellen aufwärts krochen, an den weniger belichteten aber am Boden blieben.

Im Spektrum krochen die Tiere ähnlich wie die zuerst beschriebenen aus dem Rot, Orange, Blau und Violett nach dem Gelbgrün, im Gelbgrün gingen sie angenähert senkrecht nach oben. In einem lichtschwächeren Spektrum krochen fast nur die Tiere im Gelbgrün nach oben, im Blau und Violett zeigten wenige eine schwache Neigung,

Digitized by Google

nach oben und in der Richtung nach dem Grün zu kriechen, im Rot waren jetzt oft gar keine kriechenden Tiere zu sehen. Fig. 10 (nach einer Blitzlichtaufnahme) kann eine Vorstellung wenigstens von der Anordnung der Tiere in einem bestimmten Momente geben. Viel eindringlicher kommt natürlich die Neigung, nach dem Gelbgrün zu gehen, bei Beobachtung des Kriechens der Tiere zum Ausdrucke. Sie wenden dabei ihren Körper oft suchend nach rechts und links und kriechen dann fast immer zum Gelbgrün weiter. Verhältnismäßig selten sieht man einzelne Tiere nach einer derartigen suchenden Bewegung eine kurze Strecke weit etwa aus dem Gelb nach dem Rot oder aus dem Grün nach dem Blau kriechen, fast ausnahmslos kehren solche bald wieder um und gehen in der Richtung zum Gelbgrün weiter.

Ein wesentlich gleiches Verhalten im Spektrum, wie das der eben geschilderten beiden Arten, konnte ich für *Dasychira fascelina*, *Lasiocampa potatoria* und *Phragmatobia fuliginosa* nachweisen. Ich habe bis jetzt keine Raupe gefunden, die nach dem Blau oder dem kurzwelligen Ende des Spektrums gekrochen wäre. Mehrere Raupenarten waren für meine Zwecke unbrauchbar, da ich sie nicht zum Kriechen bringen konnte; auch bei den zuletzt genannten, mit Erfolg untersuchten Arten war die Beobachtung oft mühsam und zeitraubend, weil die Tiere zum Teile erst nach längerer Zeit zu kriechen anfingen.

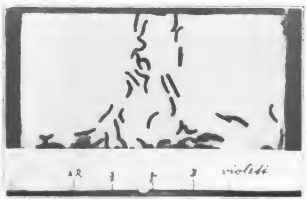


Fig. 10. Raupen von *Porthesia* im Spektrum. Die Tiere kriechen vorwiegend in der Gegend des Gelbgrün und Grün nach oben.

Bei Versuchen mit roten und blauen Glaslichtern an der mehrerwähnten photometrischen Vorrichtung begannen regelmäßig die auf dem Boden des Behälters liegenden Porthesien zuerst im Blau nach oben zu kriechen, oft waren hier schon mehrere aufwärts gekrochen, wenn im Rot noch alle unten lagen oder erst einzelne zu kriechen begannen usf.

Die Wirkung des spektralen Rot bzw. Orange konnte ich hier mit jener des Blau desselben Spektrums in folgender Weise vergleichen: Ich brachte vor die Vorderfläche des Parallelwandgefäßes mit den Raupen einen schwarzen Karton mit zwei Ausschnitten; durch den einen fiel wesentlich rotes und orangefarbiges, durch den anderen wesentlich blaues Licht. Die Raupen begannen im Blau bald nach oben zu kriechen, jene im Rot und Orange blieben zumeist am Boden. Bei einem solchen Versuche bestimmte ich die Lage der Kartonränder mittels Spektroskopes: Gelangte auf der einen Seite Licht von mehr als etwa 590 μμ, auf der anderen solches von etwa 500—420 μμ in den Behälter, so waren bald im Grünblau und Blau zahlreiche Raupen nach oben gekrochen, im Rot und Orange meist keine oder nur einzelne eine kleine Strecke weit. Das gleiche war der Fall, wenn der eine Ausschnitt vom langwelligen Ende bis zu etwa 600 μμ, der andere von etwa 475 bis zu 400 μμ reichte.

Aehnliche Versuche wie die geschilderten stellte ich noch mit ca. 50 Raupen von *Vanessa Io* an; auch sie verhielten sich in jeder

Digitized by Google

Beziehung so, wie die vorher beschriebenen. Hier konnte ich auch die aus den Raupen hervorgegangenen Schmetterlinge unter gleichen Bedingungen untersuchen: Im Spektrum liefen und flatterten die Vanessen aus dem Rot, Blau und Violett zur Gegend des Gelb bis Grün. Wurde die eine Hälfte ihres Parallelwandbehälters mit einem für uns hell roten, die andere mit einem für uns dunkel blauen Glase bedeckt, so war bald die große Mehrzahl der Schmetterlinge ins Blau gegangen.

Aus dem Blau ging kein Tier ins Rot; hatte ich aber alle Tiere ins Rot gebracht, so kehrte bald die Mehrzahl nach dem Blau zurück. War die eine Hälfte des Behälters mit farblosem Glase bedeckt, so eilten bald die meisten Tiere nach dieser. —

Somit verhielten sich auch alle bisher untersuchten Raupen in allen meinen Versuchen so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen. Mit der Annahme eines dem normalen menschlichen ähnlichen Farbensinnes sind die von mir gefundenen Tatsachen nicht vereinbar.

Ueber die Wirkung des Lichtes auf Raupen lagen bisher nur zwei Angaben von Graber (1884) und von J. Loeb (1888) vor.

Graber untersuchte Raupen von *Pieris crataegi*, *Vanessa urticae* und *Vanessa lo*, *Hyponomeuta malinella* und *Papilio xanthomelas* mit farbigen Glaslichtern nach seiner Zweikammermethode. Er fand sie alle „dunkelscheu" und „blauhold", letzteres war auch bei *Noctua coeruleocephala* der Fall (das Verhalten gegenüber Schwarz und Weiß wurde hier nicht untersucht). Im wesentlichen ähnlich verhielten sich die Falter von *Pieris*, die auch „und zwar weit stärker als die Raupen, dem Ultraviolett nachgehen". Von den anderen Raupen sollte insbesondere *Hyponomeuta* hochgradige „Ultraviolettvorliebe" zeigen. Nach einer (wenig wahrscheinlichen) Angabe Grabers sollen die Raupen von *Pieris*, die er „im höchsten Grade rotscheu und hellliebend" fand, bei Wahl zwischen Weiß und Blau das Blau vorziehen.

Abgesehen von Befunden, wie der zuletzt erwähnte, stehen die tatsächlichen Angaben Grabers mit meinen Befunden in Einklang. Seine Anschauungen über „Rotscheu", „Blauvorliebe", „die auch in Ueberwindung des Helligkeitsgeschmackes zum Ausdruck kommt", und über „Lieblingsfarben" der in Rede stehenden Tiere bedürfen nach meinen Untersuchungen keiner besonderen Widerlegung mehr; es genüge der Hinweis darauf, daß ich durch passende Aenderung der Lichtstärken des roten und des blauen Lichtes auch hier jederzeit die „Rotscheu" in „Rotvorliebe" und gleichzeitig die „Blauvorliebe" in „Blauscheu" verwandeln oder aber „Gleichgültigkeit" gegen beide Lichter herbeiführen konnte usf.

J. Loeb (1888) untersuchte Raupen von *Porthesia* wesentlich nur mit farblosen und mit bestimmten roten und blauen Glaslichtern. Seine Befunde, die in den hier wesentlichen Punkten den Angaben Grabers über die Wirkung farbiger Lichter entsprechen, bildeten für ihn den Ausgangspunkt für seine Theorie von der Art der Lichtwirkung auf die Tiere („Tropismentheorie"). Loeb meint, „daß die Richtung der Progressivbewegungen der Raupen von *Porthesia chrysorrhoea* bestimmt ist durch die Richtung der Strahlen einer Licht-

Digitized by Google

quelle und nicht durch die Unterschiede der Intensität des Lichtes an den verschiedenen Stellen im Raume. Die positiv heliotropischen Tiere sind gezwungen, den oralen Pol der Lichtquelle zuzuwenden und in der Richtung der Strahlen zur Lichtquelle zu wandern". Dies geschehe auch dann, „wenn sie dabei aus dem Hellen ins Dunkle gelangen, vorausgesetzt, daß ihr Körper der Lichtquelle zugewendet bleibt".

Bei der Wichtigkeit der einschlägigen Fragen für unsere ganze Auffassung vom Sehen der Tiere war die eingehendere Analyse dieses von LOEB besonders betonten Versuches unerläßlich. Ich habe eine solche früher (1910) durchgeführt und gezeigt, daß LOEBS Angabe auf einem physikalischen Irrtum beruht. Die photometrische Feststellung der Helligkeitsverhältnisse bei dem fraglichen Versuche ergibt leicht, daß auch hier die Tiere nicht ins Dunkle, sondern zum Hellen kriechen, sich also durchaus so verhalten, wie es nach allen meinen Erfahrungen zu erwarten, ja vorauszusagen war. Sie kriechen nach dem Ende des von LOEB benutzten Reagenzglases, nicht, weil das Licht sie zwingt, ihren oralen Pol der Lichtquelle zuzuwenden, sondern weil sie stets zu dem für sie Hellen gehen und weil es unter den von LOEB gewählten Versuchsbedingungen nach dem Ende des Röhrchens zu am hellsten ist. (LOEB wiederholt auch neuerdings (1911) wieder seine frühere Darstellung, deren Irrigkeit ich eingehend dargetan hatte.)

Das Ergebnis des LOEBschen Versuches kann bei der von ihm benutzten Anordnung unter anderem auch dadurch störend beeinflußt werden, daß LOEB die Tiere in Reagenzgläsern untersuchte. Sowohl an der zylindrischen Oberfläche wie an dem abgerundeten Ende solcher Gläser werden die hellen Gegenstände der Umgebung in mannigfachster Weise gespiegelt. Blickt man durch ein derartiges Reagenzglas, indem man das offene Ende dicht vor sein Auge hält, gegen eine nur mäßig helle Stelle des Zimmers, so sieht man zahlreiche, zum Teile hell glänzende breite und schmale Ringe. Da die Kriechrichtung auch bei diesen Raupen, wie geeignete Versuche zeigen, schon durch verhältnismäßig geringe Lichtstärken- bzw. Helligkeitsunterschiede beeinflußt werden kann, ist zu einwandfreier Beobachtung hier, ebenso wie bei photometrischen Messungen, sorgfältigste Vermeidung störender Spiegelungen usw. unerläßlich.

Von weiteren Versuchen an hierhergehörigen Tieren sind mir nur noch die von MAYER und SOULE (1906) bekannt geworden, die fanden, daß Weibchen von *Porthesia dispar* flügellosen Männchen gegenüber mehr Widerstand zeigen als geflügelten, nicht aber gegenüber abnorm (rot oder grün) gefärbten Männchen. Wurden dagegen den Weibchen die Augen geschwärzt, so verhielten sie sich geflügelten und ungeflügelten Männchen gegenüber nicht mehr verschieden.

W. OSTWALD jr. (1908) untersuchte, wesentlich an Raupen von *Porthesia*, die Lichtempfindlichkeit der oxydativen Fermente, „welche bei der Gewebeatmung zweifellos eine sehr wichtige, wenn auch noch nicht vollständig aufgeklärte Rolle spielen", einmal die H_2O_2 zersetzende Katalase, und die Guajak mit und ohne H_2O_2 bläuende Peroxydase. Katalasenextrakte aus frisch getöteten und aus getrockneten Insekten wurden durch Belichtung kräftig und schnell zerstört. Die H_2O_2-Zersetzung selbst wird durch Licht bedeutend verlangsamt. Der Einfluß der Wellenlänge des Lichtes auf den Katalasengehalt lebender Räupchen war ein ziemlich verwickelter.

Digitized by Google

Für den Peroxydasegehalt tierischer Extrakte ergab sich, daß bei geringen Intensitäten das Licht die natürliche Vermehrung peroxydasehaltiger Extrakte in Gegenwart von Sauerstoff hindert. Direktes Sonnenlicht beschleunigt sofort die natürliche Peroxydasevermehrung tierischer Extrakte in Gegenwart von Sauerstoff und zwar in der Reihenfolge Violett > Hell > Dunkel > Gelb. Es besteht eine fast vollkommene Parallele zwischen dem zerstörenden Einfluß der Spektralbezirke auf die Katalase und dem entwickelnden oder vermehrenden Einflusse derselben auf die Peroxydase. OSTWALD meint, die gefundenen Tatsachen unterstützten durchaus die Annahme, „daß die phototropischen Reaktionen der Tiere im engsten Zusammenhang mit den Vorgängen der allgemeinen Gewebeatmung stehen".

Positiv phototropische Tiere wurden außerordentlich katalasereich, aber sehr peroxydasearm gefunden, das umgekehrte Verhalten zeigten negativ phototropische Tiere. OSTWALD erwägt endlich die Möglichkeit, daß die Produktion oxydativer Fermente von der Mitwirkung des Nervensystemes bzw. der lichtempfindlichen Organe abhängig sei.

b) Culex, Musca, Coccinella.

Bekanntlich kommen die Larven der Stechmücke (*Culex pipiens*), wenn sie sich einige Zeit in tieferen Wasserschichten aufgehalten haben, an die Oberfläche und heften sich hier, den Kopf nach unten, mit ihrem Atemrohre an. Läßt man das Bassin einige Minuten unberührt, so hängen bald Hunderte von ihnen an der Oberfläche; bei kleinen Erschütterungen, z. B. leichtem Klopfen auf den Tisch, eilen die meisten der Tiere in rascher Flucht mit den eigentümlichen peitschenden Bewegungen ihres Körpers nach der Tiefe. Ich fand (1910) die überraschende Tatsache, daß in gleicher Weise, wie bei Erschütterung, die an der Oberfläche hängenden Tiere bei Verminderung der Belichtung, z. B. vorsichtiger Beschattung ihres Bassins, nach unten eilen, auch dann, wenn von Erschütterung keine Rede sein kann. Ist z. B. ihr Behälter im Dunkelzimmer 2—3 m von der ihn bestrahlenden Bogenlampe entfernt aufgestellt, so eilen bei Vorschieben eines Kartons vor die Lampe die oben hängenden *Culex*-Larven sofort in Scharen nach unten. Vermehrung der Belichtung löst solche Fluchtbewegungen nicht aus.

Wirft man den hellen Lichtkegel einer mit passender Konvexlinse versehenen Bogenlampe etwa schräg von oben in das Bassin, so sieht man meist schon nach ca. 15—20 Sekunden die im Dunkeln am Boden liegenden Larven lebhaft von beiden Seiten des Bassins auf den Lichtkegel zueilen; sobald sie in diesen gekommen sind, schwimmen sie in ihm nach oben auf das Licht zu, wobei die aus der einen Bassinhälfte kommenden Tiere ihre bisherige Schwimmrichtung rasch ändern und in einem spitzen Winkel zu letzterer nach oben weiterschwimmen.

Interessanterweise konnte ich bei anderen *Culex*-Larven noch ein entgegengesetztes Verhalten gegen Licht nachweisen: Junge Tiere, die ich im April fing, flohen, wenn sie am Boden lagen, vor einer in beliebiger Richtung genäherten Lichtquelle eiligst nach der dunkelsten Stelle ihres Behälters. Hatte der Glasbehälter mit den Tieren längere Zeit ruhig gestanden, und waren letztere an die Wasseroberfläche gekommen, so flohen sie bei Erschütterung rasch nach unten; ließ ich nun rasch Licht von unten her einfallen, so kehrten sie sofort um und flohen wieder nach oben. Bestrahlung mit roten Glaslichtern hatte keinerlei sichtbare Wirkung auf die Tiere, während sie vor einem für uns viel dunkleren Blau sofort lebhaft flohen.

Digitized by Google

Bestrahlte ich die sonst benutzten *Culex*-Larven zunächst einige Zeit mit einer Bogenlampe und schob dann ein blaues Glas vor letztere, so flohen die oben angesammelten Tiere nach unten, kehrten aber nach ca. 15—20 Sekunden wieder in ziemlich lebhaften Bewegungen nach oben zurück. Wurde nun an Stelle des blauen Glases ein in passendem Rahmen dicht daneben befindliches, uns wesentlich heller erscheinendes rotes Glas vor die Lichtquelle geschoben, so flohen die Tiere lebhaft nach unten, ganz so, wie sie es sonst bei Verdunklung tun. Ließ ich das rote Glas längere Zeit vor der Lichtquelle, so begannen die Tiere allmählich sich langsam nach oben zu bewegen; sobald das rote Glas durch das blaue ersetzt wurde, schwammen sie viel lebhafter nach oben, so, wie es der Fall zu sein pflegt, wenn die Lichtstärke erhöht wird.

Besonders hübsch ist der folgende Versuch: Ein kubisches Glasgefäß wird durch eine undurchsichtige Scheidewand in zwei seitliche Hälften geteilt und von diesen die eine vorn, oben und seitlich mit rotem, die andere ebenso mit einem für uns viel dunkler blauen Glase bedeckt. Beide Hälften sind von dem hellen Lichte eines Nordfensters gleichmäßig bestrahlt. Wenn die Tiere sich beiderseits an der Oberfläche gesammelt hatten, verdunkelte ich beide Hälften ihres Behälters gleichmäßig durch Vorhalten eines großen schwarzen Kartons vor das Fenster; die Tiere im blau bestrahlten Teile eilten sofort in Scharen nach unten, jene im roten blieben unbewegt an der Wasseroberfläche.

Die mitgeteilten Befunde sind schon deshalb von großem Interesse, weil durch sie zum ersten Male gezeigt wird, daß auch das Verhalten der Tiere bei plötzlicher Abnahme der Belichtungsstärke uns wertvolle Aufschlüsse über die Helligkeiten geben kann, in welchen ihnen farbige Lichter erscheinen; es ist wohl möglich, daß bei weiterer Entwicklung solcher Methoden und zweckmäßiger Wahl geeigneter Tierarten sich feinere Messungen werden anstellen lassen.

Die aus den *Culex*-Larven hervorgegangenen Mücken verhielten sich bei Versuchen mit farbigen Gläsern insofern den Larven ähnlich, als die benützten roten Lichter auch für sie einen verhältnismäßig sehr geringen Helligkeitswert zeigten. Dagegen hatte Beschattung, die die Larven in so überraschender Weise zu Fluchtbewegungen veranlaßte, auf die ausgebildeten Mücken keine entsprechende Wirkung.

Von anderen Mückenlarven standen mir bisher die roten Larven der Zuckmücke (*Chironomus plumosus*) in größeren Mengen zur Verfügung; die Tiere haben ausgesprochene Neigung, zum Lichte zu schwimmen, sammeln sich z. B. in einem am Fenster stehenden Bassin ziemlich bald vorwiegend auf der Fensterseite an und sind hier viel lebhafter in ihren Schwimmbewegungen als auf der Zimmerseite. Wird des Abends im Dunkeln eine Kerze an das Bassin gehalten, so schwimmen sie bald lebhaft auf diese zu; zu feineren messenden Bestimmungen waren indes die mir zur Verfügung stehenden Tiere nicht geeignet. Sie gingen nicht zur Wasseroberfläche wie die *Culex*-Larven, plötzliche Verdunklung war ohne sichtbare Wirkung auf sie.

Der geringe Helligkeitswert roter Lichter für Stechmücken kommt auch in folgenden Versuchen eindringlich zum Ausdrucke: Es ist bekannt, daß manche Mückenarten, die im Sommer gegen Abend oft über bestimmten Stellen des Bodens in großen Schwärmen „tanzen", einen Fußgänger nicht selten mehr oder weniger weit begleiten.

Digitized by Google

RÀDL, der diese Erscheinung verfolgte, sah (1901) unter anderem, daß, wenn er ein Stück weißes Papier auf eine grüne Wiese legte, bald ein Mückenschwarm über diesem stand; Mücken, die über einem grauen Steine schwärmten, stellten sich seitlich, sobald der Stein mit einem schwarzen Hute bedeckt wurde usw. Aehnliches erwähnt ESCHERICH für Ameisen auf dem Hochzeitsfluge (1906). Ich selbst hatte öfters beobachtet, daß solche Schwärme (verschiedene Arten sind verschieden geeignet), wenn ich etwa ein weißes Taschentuch mit ausgestreckten Armen unter ihnen langsam horizontal hin und her bewegte, dem Tuche nicht selten in der Ausdehnung eines Bogens von 120° und noch mehr folgen. Ich stellte mir nun mehrere quadratische Kartons von 40 cm Seitenlänge her, die mit nicht glänzendem, frei farbigem roten, grünen, blauen und violetten Papier bespannt wurden, außerdem benützte ich gleich große mattweiße und mattschwarze Flächen. Bewegung der weißen Flächen in der geschilderten Weise in einer wagerechten Ebene hatte entsprechende Ortsveränderungen der Mückenschwärme zur Folge, während Bewegung des mattschwarzen Papiers ohne Einfluß auf sie war. Bei Bewegung einer schön blauen Fläche folgten die Schwärme dieser in der Regel in ähnlicher oder fast gleicher Weise wie der weißen, während Bewegung der roten, für uns viel helleren Fläche meist ähnlich wie die der schwarzen ganz oder fast ohne Einfluß auf den Stand der Mückenschwärme war. Grüne Flächen wirkten ähnlich wie blaue.

Also auch hier verhielten die Stechmücken sich so, wie, unter entsprechende Bedingungen gebracht, total farbenblinde Menschen, und ganz anders, wie normale Menschen sich verhalten würden.

Ich selbst hatte mich, damit für die Tiere keinerlei Nebeneindrücke in Betracht kamen, in einen schwarzen Mantel gehüllt und Kopf, Gesicht und Hände mit schwarzer Maske bzw. schwarzen Handschuhen bedeckt. Um eine Vorstellung zu bekommen, wie kleine Reizflächen schon deutliche Wirkung auf die Schwärme entfalten, befestigte ich mattweiße quadratische Kartons von 20 bzw. 15 und 10 cm Seitenlänge an langen mattschwarzen Drähten. Bewegte ich die Flächen von 15 cm Seitenlänge etwa 2 m unter dem unteren Ende eines tanzenden Schwarmes, so folgten die Tiere noch prompt den Bewegungen der Fläche, ebenso auch derjenigen von 10 cm Seitenlänge, wenn diese sich etwa 1 m unter dem Schwarme befand.

Von meinen Versuchen an *Coccinella septempunctata* (Marienkäfer) seien nur einige der wichtigsten angeführt. Im Spektrum liefen auch sie einerseits aus dem Rot und Rotgelb, andererseits aus dem Blau und Violett schräg nach oben zur Gegend des Gelb bis Grün, im Gelb und Grün angenähert senkrecht nach oben. (Zum Gelingen dieser Versuche sind verhältnismäßig lichtstarke Spektren erforderlich.) Wurde das Gefäß so verschoben, daß sein eines Ende von gelbgrünem Lichte bestrahlt war, die anderen Teile von blauem und violettem oder aber von rotem Lichte, so sammelten sich bald fast alle Tiere an dem im Gelbgrün befindlichen Ende. Aus dem Rot eilten die Käfer rascher nach dem Gelb und Grün als aus dem Blau und Violett. Versuche mit blauen und roten Glaslichtern führten zu befriedigenden Ergebnissen erst, als ich sehr hohe Lichtstärken benützte. Die Tiere verhielten sich in allen hier wesentlichen Punkten so, wie die vorher beschriebenen Mücken.

Die Versuche scheinen mir besonders deshalb wichtig, weil es

Digitized by Google

sich hier um ausgesprochene Tagtiere handelt, die gerade bei heller Sonne lebhaft zu werden pflegen. Im wesentlichen die gleichen Ergebnisse wie bei Mücken und Coccinellen erhielt ich in Spektrumversuchen mit unserer gewöhnlichen Stubenfliege, die gleichfalls ausgesprochene Neigung zeigt, nach dem jeweils hellsten Teile ihres Behälters zu eilen.

Wurde der Behälter mit den Fliegen zunächst einige Zeit dunkel gehalten und dann rasch so ins Spektrum gebracht, daß seine linke Hälfte im Violett und Ultraviolett, die rechte im Gelb und Grün lag, so liefen die meisten Tiere zunächst rasch nach der letzteren; wurde nun der Behälter schnell um 180° gedreht, so daß die vorher im Gelb und Grün gelegenen Teile desselben ins Violett und Ultraviolett kamen und umgekehrt, so lief wieder in den ersten Momenten die Mehrzahl der Fliegen nach dem Gelb und Grün. Ließ ich den Behälter längere Zeit in dieser Stellung, so verteilten sich die beständig laufenden Tiere, doch blieben in der Regel auch dauernd mehr Fliegen in der Gegend des Gelbgrün und Grün als im Rot, Blau und Violett.

Zu genäueren Messungen war von den bisher besprochenen Insektenarten keine geeignet. Dagegen ließen sich solche bei einer zu den Chalcididen gehörigen Schlupfwespenart vornehmen.

Die 3 mm langen Tierchen, die ich an warmen Herbsttagen am Fenster meines Zimmers oft zu Hunderten fangen konnte, liefen wie die Coccinellen stundenlang angenähert senkrecht nach oben bis zum Gesimse, flogen dann im Bogen nach unten, wieder gegen die Fensterscheibe, und begannen hier von neuem ihren Lauf nach oben. Hielt ich einen Bogen weißes Papier von außen so vor die Scheibe, daß ein Teil der letzteren leicht beschattet wurde, so wendeten sich sofort fast alle Tiere gegen die unbedeckte Fensterseite und liefen nahezu parallel zueinander auf diese zu; wurde das Papier jetzt hier vorgeschoben, so kehrte augenblicklich die ganze Schar um und lief wieder der jetzt freien Fensterhälfte zu. Wurde im Dunkelzimmer ein lichtstarkes Spektrum auf der Glaswand ihres Behälters entworfen, so liefen die Tierchen sofort aus dem Blau und Violett rasch nach dem Gelb bis Grün und hatten sich hier bald fast alle angesammelt, so daß im Rot und Orange wie im Blau und Violett oft nur wenige oder gar keine mehr blieben. Auch an der photometrischen Vorrichtung mit roten und blauen Gläsern zeigten diese Insekten gleiches Verhalten, wie die anderen von mir untersuchten.

Eine Reihe von Gleichungen zwischen verschiedenen homogenen und einem meßbar variablen Mischlichte stellte ich nach dem gelegentlich meiner Untersuchungen an Fischen ausgearbeiteten Verfahren (vgl. p. 51) her. Das Ergebnis war folgendes:

Setzen wir die zur Herstellung einer Gleichung mit dem Gelbgrün des Spektrums erforderliche Lichtstärke der von dem Vergleichslichte bestrahlten Behälterpartie = 100, so ergaben sich für einige andere homogene Lichter als Mittel aus zahlreichen Messungen folgende Werte: Rot = 3,8, rötliches Gelb = 25, Gelb = 50, Blau = 17,5. Diese Zahlen zeigen wiederum weitgehende Aehnlichkeit mit den früher von mir für Fische gefundenen und mit den entsprechenden Werten für das total farbenblinde Menschenauge. —

Die früheren Versuche, Aufschluß über den Lichtsinn der hier besprochenen Tiere zu bekommen, scheiterten außer an der Unzweckmäßigkeit der Methoden vielfach auch daran, daß man die verschiedenen Tierarten alle nach einer und derselben Methode unter-

Digitized by Google

suchen zu können glaubte. Schon meine bisher mitgeteilten Beobachtungen, noch mehr die im folgenden beschriebenen, zeigen, auf wie mannigfache Weise die Frage nach dem Sehen verschiedener Tiere in Angriff genommen werden kann; vor allem müssen wir uns mit den Lebensäußerungen und Gewohnheiten jeder einzelnen Art vertraut machen, um die zu den Versuchen zweckmäßigste Anordnung zu ermitteln. Die im vorstehenden beschriebenen Beispiele wählte ich, um zu zeigen, auf wie viele wichtige Fragen schon manche von jenen niederen Tieren Antwort geben können, die in unseren Gegenden während eines großen Teiles des Jahres reichlich zur Verfügung stehen.

Ueber die Wirkung ultravioletten Lichtes.

Für Daphnien hatte LUBBOCK (1881) gezeigt, daß in einem Gefäße, von dem die eine Hälfte mit dem ultraviolettreichen, die andere mit dem ultravioletttarmen Lichte eines Quarzprismenspektrums bestrahlt wurde, die Mehrzahl nach der ersteren Hälfte ging. Von meinen eigenen Versuchen (1911) sei hier nur folgendes berichtet, um eine Vorstellung von den von mir vorwiegend benützten Methoden zu geben: Vor der das Parallelwandbassin mit Daphnien bestrahlenden Bogenlampe befindet sich eine Blauuviolglasplatte, die neben einem kleinen Teile der Strahlen vom langwelligen Spektrumende vorwiegend solche von ca. 405—332 $\mu\mu$ durchläßt, also für ultraviolette Strahlen in verhältnismäßig hohem Grade durchlässig ist. Nachdem das Licht einige Minuten lang auf die Tiere gewirkt hat, zeigen diese eine bestimmte, gleichmäßige Neigung, nach oben zu schwimmen. Vermehrung der Lichtstärke hat bei der Mehrzahl derselben deutliches Sinken, Abnahme der Lichtstärke lebhafteres Aufwärtsschwimmen zur Folge; zu solchen Aenderungen des Schwimmens genügen schon verhältnismäßig geringe Lichtstärkeänderungen.

Schiebt man bei konstant bleibendem Reizlichte eine für Ultraviolett fast undurchlässige, nahezu farblose (schwach gelbliche) Schwerstflintplatte (SCHOTT) vor das Blauuviolglas, so nimmt die Schwimmbewegung der Tiere nach oben deutlich zu, so, wie ich es sonst bei leichter Lichtstärkenabnahme beobachtete. Wegziehen der Platte hat vorübergehendes Sinken der Tiere zur Folge, wie es sonst bei geringer Lichtstärkenzunahme erfolgt. Schiebt man das Schwerstflintglas nur so weit vor, daß die eine seitliche Hälfte des Bassins mit dem an ultravioletten Strahlen reichen Lichte, die andere mit dem an solchen armen Lichte bestrahlt ist, so sieht man in dieser letzteren Hälfte die Tiere deutlich steigen und nach Wegziehen der Schwerstflintplatte sinken. Die Tiere schwimmen in beiden Bassinhälften angenähert senkrecht nach oben, es zeigt sich keine stärkere Neigung, aus der mit Schwerstflintglas versehenen in die andere Hälfte zu schwimmen, wie es der Fall sein würde, wenn der Helligkeitsunterschied zwischen beiden Hälften für die Tiere beträchtlich wäre.

Auch mit Hilfe der Augenbewegungen der Daphnien (vgl. p. 79) konnte ich die Wirkung des ultravioletten Lichtes bei diesen Tieren verfolgen: Wird ein Daphnienauge dauernd von einer mit dem Blauviolglase versehenen Bogenlampe belichtet und nun das Schwerstflintglas abwechselnd zwischengeschaltet und weggezogen, so tritt regelmäßig bei Vorsetzen des Glases (also Ausschalten eines großen Teiles der ultravioletten Strahlen) eine Verdunklungsbewegung, bei

Digitized by Google

Zurückziehen des Glases eine Erhellungsbewegung (s. o.) des Auges ein (für unser Auge ist der Unterschied in der Helligkeit des Blau mit und ohne Schwerstflintglas unbedeutend).

Das besondere Interesse dieser Befunde liegt in dem Nachweise, daß die fragliche Wirkung des ultravioletten Lichtes auch bei den Daphnien durch das Auge vermittelt wird. Ist doch nicht wohl anzunehmen, daß etwa eine durch die Körperoberfläche der Daphnien vermittelte Wirkung der kurzwelligen Strahlen zu eben solchen Augenbewegungen Anlaß gibt, wie wir sie vorher bei Erhellung und Verdunklung kennen gelernt haben.

Weiter bemühte ich mich, von der in einem bestimmten Falle bei Wirkung des Ultraviolett wahrgenommenen Helligkeit wenigstens bis zu einem gewissen Grade durch messende Versuche eine Vorstellung zu bekommen, doch kann auf die Einzelheiten dieser Versuchsanordnung nicht eingegangen werden.

Alle von mir erhobenen Befunde entsprechen der Annahme, daß die ultravioletten Strahlen bei den von mir untersuchten Tieren zu einer Helligkeitswahrnehmung Anlaß geben, die bei den verschiedenen Tierarten nicht ganz gleich groß, aber bei allen ziemlich unbedeutend ist. Genauere Untersuchungen über den hier wesentlich wirksamen Bezirk des ultravioletten Spektrums habe ich bisher noch nicht angestellt; anscheinend dürften vorwiegend etwa Strahlen von ungefähr 400—330 $\mu\mu$ oder noch etwas weniger in Betracht kommen; eine scharfe Grenze besteht wohl weder nach der langwelligen noch nach der kurzwelligen Seite.

Die Helligkeitskurve der Lichter des Spektrums für die hier untersuchten Tiere entspricht also nach allen meinen bisherigen Untersuchungen in dessen sichtbarem Teile mehr oder weniger jener für das total farbenblinde Menschenauge; in der Nähe des kurzwelligen Endes des für uns sichtbaren Spektrums zeigt die Kurve eine bei den verschiedenen bisher von mir untersuchten Tieren verschiedene, stets aber geringfügige, ziemlich flache Erhebung; schon das Violett des Spektrums ist für sie im allgemeinen merklich heller als das Ultraviolett.

Diese schwache Helligkeitszunahme zeigt sich wesentlich bei jenen Wellenlängen, die nach unseren bisherigen Kenntnissen im menschlichen Auge (Linse, Netzhaut) für die Erzeugung von Fluoreszenz hauptsächlich in Betracht kommen. Die bisher von mir gefundenen Tatsachen entsprachen der Vermutung, daß jene Helligkeitswahrnehmung bei den fraglichen Tieren durch Fluoreszenz sei es des perzipierenden Apparates, sei es der vorgelagerten brechenden Medien bedingt sein könne; Versuche, die ich zur Beantwortung der einschlägigen Fragen vornahm, zeigten, daß in der Tat die in Rede stehende Helligkeitswahrnehmung wesentlich durch Fluoreszenz hervorgerufen wird, und daß letztere jedenfalls vorwiegend im dioptrischen Apparate des Auges zustande kommt.

Die hier wichtigsten, zum Teile überraschend schönen Erscheinungen lassen sich schon mit der folgenden einfachen Anordnung leicht zur Anschauung bringen: Das Licht einer in passendem Gehäuse eingeschlossenen kleinen Bogenlampe wird im Dunkelzimmer mittels Quarzlinse in erforderlicher Weise auf das zu untersuchende Arthropodenauge geworfen, das man bei etwa 20—80-facher Vergrößerung mit dem Mikroskop oder der Drüner-Brausschen Bin-

Digitized by Google

okularlupe betrachtet. Vor der Lichtquelle befindet sich die Blauuviolglasplatte.

Bringt man den Kopf z. B. einer Ameise (ich untersuchte meist *Formica rufa*) in passender Weise in dieses Licht, so erscheinen die sonst für uns braunen Kopfteile tief dunkelrot (da das blaue Glas auch etwas Rot durchläßt), am Auge sieht man auf den dem Lichte zugekehrten Facetten eine entsprechende Zahl kleinster blauer Spiegelbilder der Lichtquelle, der übrige Teil des Auges erscheint in einem graugrünlichen Schimmer, der unter günstigen Umständen heller ist als das dunkle Rot der umgebenden Kopfpartien. Wird nun der größere Teil der ultravioletten Strahlen unseres blauen Lichtes durch Vorschieben der Schwerstflintplatte ausgeschaltet, so schwindet der grüne Schimmer, und die entsprechenden Teile des Auges erscheinen jetzt schwarz und viel dunkler als der rote Grund, dessen Helligkeit, ebenso wie die der blauen Spiegelbildchen, bei Vorschieben der Schwerstflintplatte kaum nennenswert geringer wird. Sowie man die letztere wegzieht, zeigt sich wieder der graugrüne Schimmer am Auge.

Die geschilderten Erscheinungen fand ich, mehr oder weniger ausgesprochen, bei allen bisher von mir untersuchten Insektenaugen. Sehr schön ist die Fluoreszenz an den großen Augen verschiedener Libellen zu sehen. Ich stellte sie zunächst am uneröffneten Auge fest und halbierte dieses dann durch einen scharfen Schnitt; fiel nun das ultraviolette Licht auf die schmale Schnittfläche des brechenden Apparates, so zeigte diese prachtvolle graugrüne Fluoreszenz, noch lebhafter war sie an den Schnittflächen der Augen von *Dytiscus marginalis*, weniger stark, wenn auch deutlich ausgesprochen, bei *Notonecta glauca*. An den tieferen Augenteilen konnte ich mit meinen Methoden keine auffällige Fluoreszenz wahrnehmen.

Die verhältnismäßig schwache Fluoreszenz, die so viele Gebilde bei passender Versuchsanordnung im ultravioletten Lichte zeigen, habe ich, da sie für die uns beschäftigenden Fragen zunächst von geringerem Interesse ist, hier noch nicht berücksichtigt.

Sehr lebhaft fluoresziert die verhältnismäßig große Linse des Stirnocells der Libellen, was sowohl am uneröffneten Auge bei Bestrahlung von vorn als auch an der halbierten Linse bei Bestrahlung der Schnittflächen leicht zu sehen ist. Besonders schöne Bilder bieten die zahlreichen Augen der Spinnen sowie jene der Raupen, die im ultravioletttreichen Lichte als hellgraugrün schimmernde Kugeln, im ultravioletttarmen als dunkle Flecke auf dem hier fast schwarzen Grunde erscheinen. (Im wesentlichen ähnliche Erscheinungen wie die zuletzt geschilderten kann man bei passender Versuchsanordnung an menschlichen Linsen im lebenden Auge wahrnehmen: im ultravioletttreichen Lichte erscheint die Linse in der Pupille graugrün bis gelbgrün und oft heller als die Iris, im ultravioletttarmen dagegen dunkler als diese.)

Auch bei Schmetterlingen, Bienen und Stubenfliegen läßt sich Fluoreszenz an den Augen leicht nachweisen; bei Fliegen ist sie wieder insbesondere am durchschnittenen Auge schön zu sehen, am uneröffneten kann das rote Pigment die Beobachtung erschweren.

Die mitgeteilten Versuche zeigen, daß bei allen von mir untersuchten Insektenarten die brechenden Medien im ultravioletten Lichte deutlich, zum Teile lebhaft fluoreszieren.

Digitized by Google

Noch stärker ausgesprochen und entsprechend leichter zu sehen ist diese Fluoreszenz an Krebsaugen. Schon unser Flußkrebs (*Astacus fluv.*) eignet sich gut zur Beobachtung. Am uneröffneten und insbesondere am halbierten Auge auf der Schnittfläche sieht man im ultravioletten Lichte einen fast leuchtend grünen Schimmer. Die Fluoreszenz ist so lebhaft, daß man sie sogar bei gewöhnlichem Tageslichte ohne besondere Hilfsmittel und ohne farbige Gläser als zart grauen Schimmer wahrnehmen kann, der wieder bei Ausschalten der ultravioletten Strahlen durch die Schwerstflintplatte mehr oder weniger vollständig verschwindet.

Bei vielen Krebsen fluoreszieren auch die übrigen Teile der Körperoberfläche verhältnismäßig stark; der ganze Panzer verschiedener von mir untersuchter Arten zeigt im ultraviolettreichen blauen Lichte lebhaft graugrünen Schimmer, im ultraviolettarmen ist er viel dunkler, oft fast schwarz. Auch bei den kleinen Daphnien sieht man leicht die Fluoreszenz der Schale und des durchsichtigen Helmes, der das Auge birgt.

Weitere Versuche stellte ich mit den ultravioletten Strahlen eines durch Quarzlinsen und -prismen entworfenen Spektrums an. Die zu untersuchenden Augen (ich benützte hier vorwiegend jene der Libellen) wurden an der Spitze einer feinen Nadel an die mit Hilfe eines Baryumplatincyanürschirmes als die zweckmäßigste ermittelte Stelle des Ultraviolett gebracht. Bei Lupenbetrachtung konnte ich dann die Augen als mehr oder weniger helle, angenähert farblos graue Masse auf dunklem Grunde wahrnehmen, die bei Zwischenschalten der Schwerstflintplatte ganz oder nahezu unsichtbar wurde. Auch die Fluoreszenz der Körperoberfläche verschiedener Krebse ließ sich auf diese Weise gut sichtbar machen. Die von mir bei anderen Versuchen seit Jahren viel gebrauchte Quecksilberdampflampe (Schotts „Uviollampe") bot für die hier in Rede stehenden Beobachtungsreihen vor den anderen von mir benutzten Lichtquellen keine nennenswerten Vorzüge.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich für das Sehen der in Rede stehenden Tiere im ultravioletten Lichte folgendes: Fällt auf ein Insekten- oder Krebsauge, dessen brechende Medien die geschilderten Fluoreszenzerscheinungen zeigen, von einer Seite ultraviolettarmes, von der anderen ein sonst gleiches, aber ultraviolettreicheres Licht, so wird dieses letztere dem Tiere heller erscheinen und daher, sofern es sich um eine zum Hellen gehende Art handelt und der durch die Fluoreszenz bedingte Helligkeitsunterschied groß genug ist, Bewegungen nach dieser Seite auslösen, wie wir es z. B. bei Daphnien, Culiciden und Schlupfwespen leicht feststellen können.

Hierbei ist folgendes zu berücksichtigen: Unter den von einem leuchtenden Punkte auf ein Facettenauge treffenden Strahlen können die dem sichtbaren Spektrum angehörenden bekanntlich immer nur durch eine verhältnismäßig kleine Zahl von Facettengliedern zum optischen Empfänger gelangen, nämlich durch jene, deren Achsen angenähert in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen liegen. Die ultravioletten Strahlen aber bringen auch jene Facetten zur Fluoreszenz, auf die sie mehr oder minder schräg fallen, ja auch noch solche, die sie fast tangential treffen. Daher wird das durch die ultravioletten Strahlen hervorgerufene Fluoreszenzlicht den optischen Empfänger im allgemeinen in beträchtlich größerer Ausdehnung treffen als das Licht der sichtbaren Strahlen des leuchtenden Punktes. (Auch im menschlichen Auge breitet sich das Fluoreszenzlicht der Linse über die ganze Netz-

Digitized by Google

haut aus, auch wenn die von dem leuchtenden Punkte ausgehenden sichtbaren Strahlen wesentlich nur einen kleinen Netzhautbezirk treffen.)

Ob neben der Fluoreszenz der äußeren Augenteile auch noch eine solche des perzipierenden Apparates in Betracht kommt, habe ich bisher nicht untersucht; daß sie eine wesentliche Rolle spielt, ist wenig wahrscheinlich, da die Fluoreszenz des dioptrischen Apparates zeigt, daß hier schon ein mehr oder weniger großer Teil der Fluoreszenz erregenden ultravioletten Strahlen absorbiert wird.

LUBBOCK hielt es für wahrscheinlich, daß die ultravioletten Strahlen von den Ameisen als „eine bestimmte eigene Farbe, von der wir uns keine Vorstellung machen können, gesehen werden, die von den übrigen so verschieden ist, wie Rot von Gelb oder Grün von Violett". Anscheinend unter dem Einflusse der Vorstellungen der YOUNG-HELMHOLTZschen Theorie, nach der die Empfindung Weiß durch gleichzeitige und gleich starke Erregung der angenommenen drei Faserarten des Sehorganes zustande kommen sollte, warf LUBBOCK die Frage auf, „ob weißes Licht sich für diese Insekten von unserem weißen Lichte unterscheidet, indem es noch diese Farbe enthält; jedenfalls dürften, da nur wenige von den Farben in der Natur rein sind, sondern fast alle aus der Kombination von Strahlen verschiedener Wellenlänge hervorgehen, und da in solchen Fällen die sichtbare Resultante nicht nur aus den Strahlen zusammengesetzt sein würde, die wir sehen, sondern aus diesen und den ultravioletten Strahlen, die Farben der Gegenstände und der allgemeine Anblick der Natur ihnen ein ganz anderes Ansehen darbieten als uns".

Aus meinen Versuchen ergibt sich eine durchaus andere Auffassung der einschlägigen Verhältnisse; die Hypothese von LUBBOCK bedarf danach keiner besonderen Widerlegung mehr.

Anscheinend im Hinblicke auf diese LUBBOCKschen Anschauungen wurde neuerdings angegeben, es besäßen, „wie wir wissen, manche Organismen eine andere Begrenzung des auf ihre Sehorgane wirkenden Spektralbereiches", und es liege daher „die Vermutung außerordentlich nahe, daß für derartige Formen in manchen Lebensbezirken, die uns völlig lichtlos scheinen, genug Licht vorhanden" sei (PÜTTER, 1908). Meine Untersuchungen an einer ansehnlichen Zahl von Wirbellosen haben keine Anhaltspunkte für eine solche Annahme ergeben. Was insbesondere die Wirkung der ultravioletten Strahlen angeht, von welchen hier die Rede is, so braucht nach allen meinen Befunden der optische Empfangsapparat der Insekten- und der Krebsaugen durch diese selbst ebensowenig erregbar zu sein, wie jener des menschlichen. Hier wie dort werden jene kurzwelligen Strahlen im wesentlichen nicht direkt, sondern erst vermittels der Fluoreszenz wahrgenommen, die das kurzwellige in längerwelliges Licht verwandelt.

Meine früher entwickelten Anschauungen über den Lichtsinn bei Insekten und Krebsen erhalten durch diese neuen Befunde eine neue Stütze.

Für die Auffassung vom Sehen der in Rede stehenden Tiere war es nach den mitgeteilten Beobachtungen von Interesse, zu erfahren, ob die von mir bei allen gefundenen relativ großen Helligkeitswerte vorwiegend blauer Lichter gegenüber den roten etwa allein auf solche Fluoreszenzerscheinungen bezogen werden könnten. Eben im Hinblicke hierauf habe ich unter besonderer Berücksichtigung der Fluoreszenz vielfach Versuche angestellt, bei welchen die Behälter zur einen Hälfte mit

Digitized by Google

rotem, zur anderen mit blauem Lichte bestrahlt wurden. Alle meine Befunde lehren übereinstimmend, daß auch nach tunlichster Ausschaltung eines etwaigen Einflusses von Fluoreszenz die fraglichen blauen Lichter für jene Tiere noch heller sind als die roten und orangefarbigen des gleichen Spektrums, ähnlich so, wie es für den total farbenblinden Menschen der Fall ist.

Zu der Frage, ob anzunehmen sei, daß der Fluoreszenz des brechenden Apparates für die Helligkeitswahrnehmung der Insekten und Krebse unter ihren gewöhnlichen Lebensbedingungen wesentliche Bedeutung zukomme, mögen hier folgende Angaben genügen. Für in Luft lebende Tiere ist eine derartige Annahme kaum wahrscheinlich, denn bei Einwirkung stärkeren gemischten Lichtes wird die wahrgenommene Helligkeit vorwiegend durch die sichtbaren Strahlen mittlerer Wellenlänge bestimmt; ist aber die Lichtstärke des gemischten Lichtes (z. B. bei vorgeschrittener Dämmerung) schon sehr gering, so wird auch sein Gehalt an ultravioletten Strahlen im allgemeinen entsprechend klein sein, so daß diese jetzt eine irgend in Betracht kommende Fluoreszenz und dadurch bedingte Helligkeitswahrnehmung kaum werden auslösen können. Die Verhältnisse liegen bei den fraglichen, in Luft lebenden Tieren in dieser Hinsicht im wesentlichen ähnlich wie bei unserem eigenen Auge, für dessen Helligkeitswahrnehmung unter gewöhnlichen Verhältnissen die ziemlich starke Fluoreszenz der Linse im allgemeinen auch nicht von nennenswerter Bedeutung ist. Hier wie dort aber deutet die Fluoreszenz der brechenden Medien auf entsprechende Absorption des in stärkerer Intensität unsere Netzhaut schädigenden ultravioletten Lichtes, und es ist nicht ausgeschlossen, daß auch bei Insekten und Krebsen den brechenden Medien eine ähnliche Schutzwirkung durch Zurückhalten kurzwelliger Strahlen vom perzipierenden Apparate zukommt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse für die hier in Rede stehenden Wassertiere. Das Wasser läßt bekanntlich in dickeren Schichten von den kurzwelligen Strahlen des sichtbaren Spektrums verhältnismäßig mehr durch als von den langwelligen. Ueber die relative Durchlässigkeit für die hier vorwiegend in Betracht kommenden ultravioletten Strahlen von etwa 400—300 $\mu\mu$ liegen bisher keine genügenden Angaben vor. (Die bekannten Angaben von Forel, Fol und Sarasin, Hüfner u. a. sind für unsere Frage nicht verwertbar.)

Ist das Wasser für die längerwelligen, Fluoreszenz erregenden ultravioletten Strahlen angenähert gleich durchlässig wie für die blauen und violetten, so wird in einer entsprechenden Tiefe das dort z. B. auf die Augen von Krebsen wirkende Strahlgemisch eine etwas größere Helligkeitswahrnehmung auslösen, als es ohne die Fluoreszenz ihrer Augen der Fall wäre. Da auch die ganze Oberfläche der von mir untersuchten Krebse im ultraviolettreichen blauen Lichte heller erscheint als im ultraviolettarmen, so wäre nicht ausgeschlossen, daß in bestimmten Tiefen lebende Krebse die Artgenossen vermöge dieser Fluoreszenz ihrer Panzer leichter wahrnehmen können, als sie es ohne sie vermöchten. Ob bezw. in welchem Umfange solches der Fall ist, wird sich erst angeben lassen, wenn die relative Absorption der in Frage stehenden Strahlen des sichtbaren und des ultravioletten Spektrums im Süßwasser bezw. Seewasser genauer ermittelt ist.

Für die hier weniger in Betracht kommenden Strahlen von 300 $\mu\mu$ und weniger liegen Bestimmungen von Kreusler (1901) vor. Es wurde in Schichtdicken von 16,97 mm in Jenaer Hartglas z. B. absorbiert:

Digitized by Google

bei Wellenlängen von	300	240	200 $\mu\mu$
	2,5 Proz.	5,2 Proz.	14,2 Proz.

Hiernach ist die Angabe einer neueren Darstellung zu berichtigen, nach welcher „das ultraviolette Licht geringer Wellenlänge schon beim Durchdringen einer Schicht von wenigen Millimetern völlig absorbiert werden" soll. SORET (1877, vgl. 1884) machte die Angabe, das Meerwasser lasse (in einer Schicht von 1,15 m) das ganze ultraviolette Spektrum durch, was freilich auch nicht genau zutrifft (die Absorption kann insbesondere bei sehr kurzwelligem Lichte schon durch Beimischung geringer Mengen fremder Stoffe wesentlich beeinflußt werden).

Die nach verschiedenen Richtungen so wichtige Frage nach der Absorption des Lichtes im Wasser ist vielfach in der Weise in Angriff genommen worden, daß man die „Sichttiefe" einer in Wasser versenkten weißen Scheibe bestimmte, die man wohl auch mit einem stark glänzenden Anstriche versah. Man schloß aus den so gefundenen Werten zu Unrecht, daß die Strahlen nur etwa doppelt so tief eindringen, als jener „Sichttiefe" für die Scheibe entspricht. Man würde wesentlich andere (und zwar größere) Werte erhalten, wenn man etwa mit einem Taucherapparate allmählich in größere Tiefen gehen könnte, wobei die Augen zunehmend dunkeladaptiert und entsprechend lichtempfindlicher würden. SORET (1884) fand bei Benützung einer elektrischen Lampe, die er bei Nacht in die Rhone am Ausflusse des Genfer Sees versenkte, daß diese etwa in 17—33 m noch als heller Fleck sichtbar war, in 67—83 m war noch ein verwaschener blasser Schein wahrzunehmen. Spektrophotometrische Wasseruntersuchungen insbesondere der bayrischen Seen hat v. AUFSESS (1903) vorgenommen (vgl. dort auch die Literatur).

Es ist selbstverständlich nicht angängig, die an den versenkten Scheiben erhaltenen Werte mit jenen zu vergleichen, die man erhält, wenn man eine photographische Platte in verschiedene Tiefen versenkt und dort minuten- oder stundenlang exponiert. Aus derartigen Versuchen mit 10 Minuten dauernder Exposition schlossen z. B. FOL und SARASIN (1884), daß das Tageslicht in das Wasser des Genfer Sees 170 m und noch tiefer eindringe und die Beleuchtungsstärke dort bei Tageslicht ungefähr so groß sei wie jene, die man in einer mondscheinlosen Nacht wahrnehme. Bei späteren Untersuchungen (1885, 1886) im Mittelländischen Meere schlossen sie aus der Schwärzung der photographischen Platten, daß die 300 m dicken Meeresschichten in der ganzen Zeit, während deren die Sonne über dem Horizont steht, von Strahlen getroffen werden und daß während wenigstens 8 Stunden des Tages das Licht bis zu 350 m eindringe. Solche photographische Versuche geben uns noch nicht genügend Aufschluß darüber, welche Strahlengruppe in jenen Tiefen die Schwärzung der Platte herbeigeführt hat. Eine Bearbeitung mit exakten physikalischen Methoden erscheint dringend wünschenswert.

Neuere Versuche über das Eindringen von Strahlen verschiedener Wellenlängen in größere Tiefen hat HELLAND-HANSEN (1911) gelegentlich der MICHAEL-SARS-Expedition mittels versenkbarer, mit farbigen Filtern versehener photographischer Vorrichtungen angestellt. Von seinen Ergebnissen sei hier nur folgendes angeführt: „Nach den Versuchen ist es wahrscheinlich, daß große Mengen von Strahlen von dem violetten Teil des Spektrums in 500 m Tiefe vorkommen, aber sehr wenige oder vielleicht beinahe keine Strahlen vom roten Teil ... Es konnte festgestellt werden, daß die chemisch aktiven Strahlen in der Sargasso-See zu einer größeren Tiefe als 1000 m reichen. Nach sehr vielen Untersuchungen über die vertikale Verteilung der Organismen konnte Dr. HJORT einen gewissen Zusammenhang zwischen dieser

Digitized by Google

Verteilung und den erwähnten Lichtverhältnissen nachweisen. So kommen z. B. die kleinen pelagischen Fische mit Leuchtorganen und Teleskopaugen hauptsächlich in den intermediären Schichten vor, wo noch die blauen, violetten oder ultravioletten Strahlen auftreten, wo aber die roten Strahlen beinahe völlig fehlen. Er hat ferner gefunden, daß viele charakteristische rote und schwarze Tiere unterhalb des „roten Bezirkes" leben, wo also die rote Farbe als schwarz wirkt".

c) Bienen.

Zur Untersuchung der Bienen brachte ich wiederholt (im Juli und im September)[1]) 50—60 Tiere aus dem Stocke in ein Parallelwandgefäß. Nachdem die anfängliche Unruhe vorüber war, liefen die meisten, wenn ich sie an ein nicht von der Sonne beschienenes Fenster brachte, ziemlich gleichmäßig senkrecht nach oben. In diesem Stadium waren sie für die weiteren Versuche besonders geeignet; nach 1 bis $1^1/_2$ Stunden wurden viele matt und fielen zu Boden oder setzten sich in dichten Haufen an eine Stelle der Wand, so daß ich dann die Versuche abbrechen mußte.

Die Neigung, zum Hellen zu laufen, war bei diesen Bienen sehr ausgesprochen: auf eine vor den Behälter gebrachte Taschenlampe eilten sie in großen Mengen zu; fielen Sonnenstrahlen schräg von einer Seite ein, so hatte sich in wenigen Sekunden die Mehrzahl der Tiere an der der Sonne zugekehrten Ecke des Behälters gesammelt.

Brachte ich ein Parallelwandgefäß mit Bienen so in ein passendes Spektrum, daß dessen Strahlen von der Seite her einfielen, so eilten die Tiere aus dem Dunkeln wie aus dem Rot, Blau und Violett schräg nach oben in der Richtung nach dem Gelbgrün bis Grün; im Gelbgrün und Grün liefen sie angenähert senkrecht aufwärts. Bei Verschieben des Spektrums oder des Behälters eilten sie, ganz ähnlich wie die Fliegen und die Schlupfwespen (s. d.), besonders in den ersten Sekunden lebhaft in die Gegend des Gelbgrün bis Grün.

Bei den folgenden Versuchen neigte ich den Behälter mit seinem oberen Rande der Lichtquelle zu, so daß die Glaswand einen Winkel von ungefähr 45° mit der Vertikalen bildete und die Strahlen des Spektrums zum Teile durch den aus grobem Drahtnetz bzw. einer Glasplatte gebildeten Deckel eintraten; ich hielt nun schwarze Kartonstreifen von passender Breite so vor die obere Hälfte des Behälters, daß hier und am Drahtnetze das Licht vom Orange bis Grünblau ausgeschaltet wurde und nur einerseits rote, andererseits blaue und violette Strahlen eintreten konnten, während die untere Hälfte des Behälters von allen Strahlen des Spektrums getroffen wurde. Stets lief die große Mehrzahl der Tiere zum Blau hinauf, nur wenige gingen nach dem für uns viel helleren Rot. Wurde der Kartonstreif so gehalten, daß auf der einen Seite seines Schattens das Gelbgrün, auf der anderen das Violett des Spektrums sichtbar war, so liefen mehr Tiere zum Gelbgrün als zum Violett, doch war der Unterschied nicht so groß wie jener zwischen Blau und Rot. Das Ergebnis solcher Versuche war bei häufiger Wiederholung immer im wesentlichen das gleiche.

---

1) Da manche Tierarten zu verschiedenen Zeiten verschieden lebhaft auf Licht reagieren, scheint es, schon im Hinblicke auf etwaige Nachuntersuchungen, angezeigt, die Jahreszeit anzugeben, in der die Versuche vorgenommen wurden.

Digitized by Google

Versuche mit farbigen Glaslichtern stellte ich wieder mit Hilfe der früher beschriebenen photometrischen Vorrichtung (s. p. 56) an; die rechte Hälfte des Behälters wurde mit blauem, die linke mit rotem Lichte bestrahlt. Standen beide Nernstlampen in 75 cm Entfernung, so erschien das Rot meinem helladaptierten Auge deutlich heller als das Blau, die Bienen liefen aber lebhaft nach dem Blau; wurde die Lampe für das Rot auf ca. 20—25 cm herangeschoben, so machte die Mehrzahl der Bienen Kehrt und lief nach der roten Hälfte, sowie aber diese Lampe wieder etwas weiter zurückgeschoben wurde, begannen die Tiere sofort wieder zum Blau zu gehen. Auf diese Weise war es möglich, eine Stellung der Lampen zu finden, bei der die Tiere keine ausgesprochene Neigung zeigten, die rote oder blaue Hälfte vorzuziehen, also eine Art von Gleichung für die Tiere herzustellen. Das Rot war dann stets für mein helladaptiertes Auge viel heller als das Blau. Derartige Versuche nahm ich teils mit solchen Bienen vor, die $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde dunkeladaptiert worden waren, teils mit solchen, die ich vor Beginn des Versuches $^3/_4$ Stunde an die Sonne gestellt hatte. Auch die letzteren liefen nach der blauen Hälfte, wenn diese für unser helladaptiertes Auge beträchtlich dunkler war als die rote, und erst dann zur roten, wenn die dem Rot entsprechende Lampe ziemlich nahe herangeschoben und dementsprechend das Rot für unser Auge viel heller wurde.

Unsere Bienen verhielten sich somit in allen hier in Betracht kommenden Punkten im wesentlichen so, wie alle anderen von mir untersuchten Insekten. Zu feineren messenden Untersuchungen waren die bisher von mir benützten Exemplare nicht geeignet, da sie im allgemeinen erst auf verhältnismäßig große Lichtstärkenunterschiede genügend deutlich reagierten; aus diesem Grunde haben auch einige Versuche, die ich über die Wirkung ultravioletten Lichtes anstellte, nur bedingten Wert und können hier übergangen werden.

Von früheren Versuchen, über den Farbensinn bei Bienen Aufschluß zu bekommen, seien zunächst jene von Lubbock (1883) und von Graber (1884) besprochen.

Lubbock war mit den meisten Botanikern und Zoologen der Meinung, daß bei den lebhafter gefärbten Blumen „Farbe, Duft und Honig dazu dienen, die Insekten anzuziehen; es könnte danach kaum ein Zweifel bestehen, daß die Bienen einen Farbensinn besitzen. Nichtsdestoweniger erschien es mir wünschenswert, dies durch den tatsächlichen Versuch zu beweisen, was noch nicht geschehen war". Seine Versuche wurden alle im wesentlichen nach dem gleichen Prinzip angestellt, das durch ein von ihm selbst angegebenes Beispiel erläutert werden möge.

„Ich setzte ... eine Biene zu etwas Honig, den ich auf blaues Papier gelegt hatte, und etwa 3 Fuß davon legte ich eine ähnliche Menge Honig auf orangefarbiges Papier. Nachdem sie 2mal wieder zurückgekommen war, vertauschte ich die Papiere. Sie flog aber wieder zu dem Honig auf dem blauen Papier. Nachdem sie nochmals 3 Besuche gemacht hatte, immer dem blauen Papier, vertauschte ich dieses nochmals, sie folgte wiederum der Farbe, obwohl der Honig an derselben Stelle geblieben war." Am zweitfolgenden Tage flog sie wiederum zum blauen Papier zurück, „darauf vertauschte ich die Papiere, um 8 Uhr 5 Minuten flog sie wieder

Digitized by Google

an den alten Platz; sie war gerade im Begriff sich niederzulassen, da bemerkte sie die Veränderung der Farbe und eilte, ohne sich einen Augenblick zu bedenken, zum Blau. Keiner, der sie in diesem Augenblicke gesehen hätte, würde den leisesten Zweifel darüber hegen können, daß sie den Unterschied zwischen den beiden Farben gar wohl wahrgenommen hatte."

Aus entsprechenden Beobachtungen an Wespen schloß LUBBOCK, daß die von ihm untersuchten weniger empfindlich für Farben waren, als die Bienen; „aber ich habe mich doch überzeugt, daß sie nicht farbenblind waren".

Aehnliche Versuche wie LUBBOCK stellte FOREL (vgl. 1910) an, indem er unter anderem eine Hummel an eine blaue Scheibe mit Honig gewöhnte und diese bei verschiedenen Versuchen mit roten Scheiben, mit blauen Streifen und anderem vertauschte. Er schließt aus solchen Versuchen, „daß die Farbe für die Hummel das Wichtigste war". „Der Einfluß der Farbe ist in der Tat frappant, die Hummel vermochte den Honig auf der roten Scheibe nicht einmal dann zu finden, als ich sie dicht heranbrachte, ihr sozusagen den Leckerbissen unter die Nase hielt, sie fuhr fort, mit einer Hartnäckigkeit, die wenig Intelligenz bewies, auf der blauen Unterlage herumzustöbern. Es ist evident, daß die Farbe viel intensiver von ihr empfunden wurde, als die Form des Papiers." (Wie LUBBOCK meint auch FOREL, daß die Wespen den Farben viel weniger Aufmerksamkeit zuwenden, als die Bienen, daß sie dagegen die Oertlichkeiten in erstaunlicher Weise wiederzuerkennen vermögen.)

Ich habe diese beiden Stellen so ausführlich wiedergegeben, weil sie nicht nur eine gute Vorstellung von LUBBOCKS und FORELS Methoden geben, sondern auch zeigen, wie selbst bei so ausgezeichneten Forschern der Irrtum wiederkehrt, daß man auf Farbensinn schließt, weil die Tiere sich verschieden gefärbten Gegenständen gegenüber verschieden verhalten.

Gegen FORELS Auffassung erhob BLEULER den Einwand, es könnten bei den fraglichen Versuchen „vielleicht nur Unterschiede der Helligkeitsgrade sein, die von den Insekten wahrgenommen werden". FOREL meint dagegen, dieser Einwand hätte nur theoretischen Wert. „LUBBOCKS Experimente sind so zahlreich und die Wirkungen der Farben auf Bienen und Hummeln so ausgesprochen, daß die Eigentümlichkeiten Farbenblinder nicht genügen, diese Tatsachen zu erklären. So z. B. suchte und fand meine eben erwähnte Hummel, nachdem ich die Honigrationen von dem Koffer entfernt hatte, jedes einzelne blaue Papierstückchen, die in verschiedenen Ecken des Zimmers verstreut waren, mochte die Form der Papierschnitzel und ihre direkte Umgebung noch so verschieden geartet sein. Ein ganz farbenblinder Mensch kann dies nie und nimmer fertig bringen. Ich habe gesehen, wie ein Farbenblinder unfähig war, eine grellrote Rose von ihrem grünen Laube zu unterscheiden, weil für ihn die Rose genau so dunkel erschien, wie ihre Blätter (dagegen hat der Farbenblinde vor den Insekten den Vorzug, die Formen durchaus deutlich zu sehen). Es steht somit für mich fest, daß meine Hummel, wäre sie farbenblind gewesen, die blauen Papierstückchen zwischen so vielen anderen teils helleren, teils dunkleren, teils gleichdunklen Gegenständen nicht mit solcher Sicherheit und Schnelligkeit entdeckt haben würde". (FOREL hebt aber hervor, „wenn wir sagen, daß Bienen Farben sehen, so meinen wir damit durchaus nicht, daß sie die Farben genau so sehen wie Menschen, und dies um so weniger, als, wie bereits gesagt, auch die Menschen sie nicht alle gleich sehen".) Es ist von Interesse, daß FOREL später eine Methode ausgedacht hat, die den Anforderungen an eine rationelle Farbensinnprüfung besser gerecht würde, als jene früheren: er wollte ein mit Honig bestrichenes blaues oder rotes Papier auf verschiedene Stellen einer Unterlage bringen, welche aus zahlreichen

Digitized by Google

Feldern bestand, „die durch alle Schattierungen von Grau hindurch sich vom tiefsten Schwarz bis reinsten Weiß abstuften". Er hoffte so, „genauer zu beweisen, daß nicht Hell oder Dunkel, sondern die Farbe es ist, die hauptsächlich auf das Unterscheidungsvermögen der Bienen einwirkt". Ein Versuch, der einzige, den er nach dieser Methode anstellte, führte aus hier nicht zu erörternden Gründen nicht zu verwertbaren Ergebnissen.

GRABER untersuchte Bienen nach seinem Zweikammersystem und fand unter anderem, daß sie eine deutliche, aber „keineswegs besonders große Helligkeitslust haben". In zur Hälfte belichteten, zur Hälfte verdunkelten Behältern waren nach 5—10 Minuten im Hellen 4mal mehr Bienen als im Dunkeln. War die eine Hälfte mit dunklem Blau, die andere mit hellem Rot belichtet, so fand er sie im Blau zahlreicher als im Rot. Aus solchen Versuchen schloß er, „daß der Helligkeitsgeschmack gegenüber der Farbenwirkung gar nicht zur Geltung kommt, daß also mit anderen Worten die Reaktions-Resultierende (innerhalb der angegebenen Helligkeitsgrenzen) nur durch die Farbenkomponente bestimmt wird". In zwei weiteren Versuchsreihen verglich GRABER die Wirkung von ultravioletthaltigem Weiß mit der eines ultravioletfreien Weiß von größerer Helligkeit. Das eine Mal fand er die Bienen in hohem Grade ultraviolettliebend, das andere Mal war „der Frequenzunterschied ganz unbeträchtlich". Bei Vergleich zwischen Rot und Schwarz fand er die Bienen im Rot etwas zahlreicher. Aus allen seinen Versuchen schließt er, „daß ultravioletthaltiges Blau (resp. Weiß) die absolute Lieblings-, dagegen Rot die absolute Unlustfarbe der Biene ist".

LUBBOCK war nach seinen Versuchen der Meinung, daß Bienen eine ausgesprochene Vorliebe für Blau hätten, „dann folgt Weiß und sukzessive Gelb, Rot, Grün, Orange". GRABER, der gleichfalls eine Vorliebe der Bienen für Blau annimmt, bestreitet nachdrücklich die Richtigkeit der übrigen Angaben LUBBOCKS. So bezeichnet er das Ergebnis eines LUBBOCKschen Versuches in bezug auf das Verhältnis zwischen Weiß und Blau als „ganz wertlos", insofern nach diesem Weiß nur wenig mehr als die „Unlustfarbe" Rot besucht war, „während es sogar in Wirklichkeit dem Blau in entschiedenster Weise vorgezogen wird; ebenso muß ich auf Grund meiner Versuche LUBBOCKS Folgerungen bezüglich der relativen Frequenz von Rot, Gelb und Grün als dem tatsächlichen Verhalten nicht entsprechend bezeichnen, insbesondere, daß Grün dem Rot nachgesetzt werden soll".

KELLOG berichtete [1904, zitiert nach LOEB [1])], daß Bienen, wenn sie sich zum Hochzeitsfluge bereiten, stark heliotropisch seien. Einen Kasten, in dem solche Bienen bereit waren, das Nest zu verlassen, setzte er von oben einfallendem Lichte aus; die Tiere liefen alle nach oben, „ihr ausgesprochener positiver Heliotropismus verhinderte sie, den Kasten zu verlassen und den Hochzeitsflug und die Begattung auszuführen" (LOEB). Meine Versuche zeigen, daß die Neigung der Bienen, zum Hellen zu gehen, nicht auf die Zeit des Hochzeitsfluges beschränkt ist.

LUBBOCKS und FORELS Annahme einer „Blauvorliebe" der Bienen bedarf keiner Widerlegung mehr, nachdem ich durch Versuche am Spektrum gezeigt habe, daß unter sonst gleichen Verhältnissen die

1) LOEB verweist für KELLOGS Arbeit (1906, 1911) auf „Science, 1904". Ich habe dort die Angaben KELLOGS leider nicht finden können.

Digitized by Google

Bienen nicht zum Blau, sondern zum Gelbgrün gehen. GRABERS Anschauungen über „Farbengeschmack", „Rotscheu", „Blauvorliebe" etc. erledigen sich durch den von mir erbrachten Nachweis, daß man durch passende Aenderung der Lichtstärken jederzeit nach Belieben die „Rotscheu" in „Rotvorliebe" und gleichzeitig die „Blauvorliebe" in „Blauscheu" verwandeln oder aber Gleichgültigkeit der Bienen gegenüber beiden farbigen Lichtern herbeiführen und innerhalb gewisser Grenzen schon im voraus angeben kann, wann die Umkehr des „Farbengeschmackes" eintreten wird: denn auch die Bienen verhielten sich bei allen meinen Versuchen ungefähr so, wie total farbenblinde Menschen sich verhalten würden, die, unter gleiche Bedingungen gebracht, immer nach den für sie jeweils hellsten Stellen zu gelangen sich bemühten. (Meine neuen Versuche (1911) bei Fischen [s. dort] mit Attrappen und kontinuierlich variablen Reizlichtern zeigen den Weg, auf dem entsprechende Beobachtungen auch an Bienen angestellt werden können. Ich hoffe darüber bald berichten zu können.)

Noch in anderer Weise ist die Frage nach einem etwaigen Farbensinne bei Bienen in Angriff genommen worden.

Seit mehr als hundert Jahren wird die Meinung nachdrücklich vertreten, die Bienen müßten einen guten Farbensinn haben, weil sie zum Teile lebhaft gefärbte Blumen besuchen und die Annahme viel für sich zu haben scheint, daß die Farben der letzteren sich eben im Zusammenhange mit dem für ihre Befruchtung nötigen Bienenbesuche entwickelten. Ich will versuchen, einen Ueberblick über die Geschichte der einschlägigen Probleme zu geben, soweit diese für die uns hier in erster Linie beschäftigenden Fragen von Interesse scheint.

Der erste, der die Blumenfarben mit dem Insektenbesuche in Zusammenhang brachte, war CHR. R. SPRENGEL (1793); er meinte, das Insekt werde aus der Ferne von der Farbe der ganzen Blume angelockt, in der Nähe zeigten ihm farbige Streifen und Flecke den Weg zu den Honigbehältern. Die große Verbreitung, deren eine solche Betrachtungsweise sich heute erfreut, scheint auch darauf zurückzuführen, daß DARWIN sich in dem gleichen Sinne aussprach („ich glaube nicht, daß SPRENGELS Ansicht auf Einbildung beruht, daß die hellen und augenfälligen Blumen zur Anlockung der Insekten aus der Ferne dienen"); auch bemühte er sich zum ersten Male, SPRENGELS Hypothese durch Versuche zu stützen (1876): an Lobelien, deren Blumenblätter er abgeschnitten hatte, sogen die Bienen nicht mehr, so daß es schien, als erkännten sie jene nur an ihren farbigen Blättern.

Unter den älteren Botanikern ist vor allem HERMANN MÜLLER (1873) auf Grund umfassender Beobachtungen für die Lehre von der anziehenden Wirkung der Blumenfarben eingetreten mit den Worten: „Unter übrigens gleichen Bedingungen wird eine Blumenart um so reichlicher von Insekten besucht, je augenfälliger sie ist". (Zu wesentlich gleichen Ergebnissen kam in den letzten Jahren WERY [1904].) H. MÜLLER betonte aber nachdrücklich, daß neben der Blütenfarbe auch andere Faktoren ins Spiel kommen: „es läßt sich sogar durch direkte Beobachtung des Insektenbesuches feststellen, daß Blumenduft ein weit kräftigeres Anlockungsmittel ist, als bunte Farbe".

Die Unhaltbarkeit der noch immer verbreiteten Annahme, die Bienen zeigten eine Vorliebe für bestimmte Farben, habe ich schon

Digitized by Google

im vorhergehenden dargetan. Die Meinung, im Verhalten der Insekten gegenüber den Blumen komme eine „Bewunderung“ ihrer Farbe zum Ausdrucke, geht nach PLATEAU auf Beobachtungen an Syrphiden durch H. MÜLLER zurück, der diese vor den Blumen 10 Sekunden und noch länger schweben sah, „wie wenn sie sich an deren Anblick weiden“. PLATEAU selbst (1900) zeigte demgegenüber, daß die Syrphiden durchaus nicht etwa nur vor farbigen, sondern in gleicher Weise auch vor grünen, sich kaum vom Laube abhebenden Blüten, vor Blättern, braunen Aesten, ja vor beliebigen Gegenständen, wie einem Stocke oder dem vorgehaltenen Finger etc., schweben; es könne also nicht angenommen werden, daß das Schweben jener Insekten vor den Blumen Freude oder Bewunderung an der Blumenfarbe zum Ausdrucke bringen müsse.

Die Meinung ist verbreitet, daß die bunten Blütenfarben „wie Eisenbahnsignale“ (KERNER) oder wie „Wirtshausschilder“ (ERRERA) wirken, daß sie „gleich einer aufgepflanzten Fahne die Aufmerksamkeit von weit her auf sich zu lenken vermögen“ (EXNER). FOREL (vgl. 1910), einer der ausgesprochensten Gegner PLATEAUS, ist einig mit ihm im Kampfe gegen die Auffassung, nach der die bunten Farben der Blumen gewissermaßen ein Lockmittel für die Insekten bildeten, die für solche eine bestimmte Vorliebe haben sollten. „Die Farbe bildet ein Merkzeichen, aber keine Anziehung an und für sich für das Insekt.“ Doch wendet er sich gleichzeitig gegen PLATEAU mit den Worten: „zuerst meinte PLATEAU, es wäre der Geruch und nicht die Farbe, der die Insekten anzöge. Er hat dabei mein wichtiges, oben angeführtes Versuchsergebnis, daß Hummeln, denen Antennen, Taster, Mund und Pharynx entfernt worden waren, ohne Zögern immer wieder zu ihren Blumen zurückkehrten, gänzlich außer acht gelassen“.

Wie PLATEAU kam auch schon BONNIER (1879) bei statistischen Untersuchungen über die Anziehungskraft farbiger Blumen zu entgegengesetzten Ergebnissen, wie H. MÜLLER: „Unter gleichen Bedingungen sind die am stärksten gefärbten Blumen nicht auch die am stärksten von den Insekten besuchten.“ Auch er betont, aus LUBBOCKS Versuchen sei nur zu schließen, daß die Bienen sich daran gewöhnen könnten, einen bestimmten Farbenton wiederzuerkennen; aber sie gewöhnten sich ebensowohl an eine unscheinbare wie an eine leuchtende Farbe.

LUBBOCK hatte sich den Einwand gemacht, wie es denn komme, „wenn zunächst Blau und dann Hellrot die Lieblingsfarben der Bienen sind, und wenn diese Tiere so viel mit dem Ursprunge der Blumen zu tun haben, daß blaue und hellrote Blumen verhältnismäßig so selten sind“. Es ist interessant, daß der sonst so bedächtige Forscher hier zu dem folgenden Erklärungsversuche greift: „die Antwort scheint mir dahin lauten zu müssen, daß alle blauen Blumen von rot blühenden Vorfahren abstammen, diese von gelben, während anfänglich alle einmal grün gewesen sind, und daß dieselben durch einen Zustand der gelben und gemeinlich, wenn nicht immer, der roten Farbe hindurchgehen mußten, bevor sie blau wurden“.

Die folgenden Zahlen, die LUBBOCK für seine Anschauung anführt, scheinen mir wenig überzeugend zu sein: „und wenn es nun auch wahr ist, daß es verhältnismäßig wenig blaue Blumen gibt, so finden wir doch, wenn wir nur diejenigen betrachten, bei welchen der Honig versteckt liegt, und welche, wie wir wissen, besonders auf den Besuch von Bienen und Schmetterlingen eingerichtet sind und von diesen aufgesucht werden, einen größeren Bruchteil darunter. So waren von 150 Blumen

Digitized by Google

mit verstecktem Honig, die MÜLLER in den Schweizer Alpen beobachtet hat, 68 weiß oder gelb, 52 mehr oder weniger rot und 30 blau oder violett."

Auch die Angaben über die Bevorzugung verschiedener Blumenfarben durch die Bienen stimmen keineswegs überein; so schrieb MÜLLER (1881) in seinem bekannten Werke über die Alpenblumen, für die Bienenblumen stelle sich ein so bedeutendes Uebergewicht der roten, violetten und blauen oder mit einer dieser Farben gezeichneten über die gelben und weißen heraus, „daß wir an einer Bevorzugung der ersteren Farben seitens der langrüsseligen Bienen kaum zweifeln können". GRABER berechnet aus einer Uebersicht über alle deutschen Bienenblumenarten, daß „die Artenzahl der weißen und gelben Bienenblumen relativ nicht auffallend kleiner ist als jene der roten, blauen und violettfarbigen". GUSTAV JÄGER (zit. nach GRABER) aber gab an, daß die weißen Blüten (nicht Bienenblumen) den zahlreichsten Besuch von Insekten haben, und schloß daraus auf schwach entwickelten Farbensinn bei den meisten Insekten und daß auf sie „weniger die Farbe als die Helligkeit der Blüten" wirke. Nach BULMAN (1899) ist es „absolut gleichgültig, ob eine Blume blau, rot, rosa, gelbweiß oder grün aussieht, wenn sie nur Honig enthält". PLATEAU wies (1897, vgl. 1907) darauf hin, daß es zahlreiche entomophile Pflanzen mit grünlichen, wenig sichtbaren, und mit ganz grünen Blüten gibt, die doch im allgemeinen rasch von Insekten aufgefunden und ebenso gut besucht werden wie die Blumen mit augenfälligen Farben; er stellt etwa 150 solcher Pflanzenarten zusammen.

Auf der anderen Seite bemerkt WENT in einem Aufsatze über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur (1907), daß es „durch ihre Farben augenfällige Blumen gibt, welche dennoch nicht von Insekten bestäubt werden", wo also die Insekten angelockt würden, obschon diese Anlockung, z. B. bei Erbsen oder *Oenothera biennis*, vollkommen zwecklos sei, da hier nur Selbstbestäubung vorkommt. Bei *Oenothera* erfolgt diese in der Frühe innerhalb der geschlossenen Knospe selbst; die hellgelbe Blüte entfaltet sich erst später am Tage, „viele Abendfalter werden von dieser, sowie von dem Duft angezogen; . . . aber die ganze Einrichtung ist vollkommen zwecklos, denn die Bestäubung hat schon lange stattgefunden." Auch unter den kleistogamen Blüten, die nach jener verbreiteten Meinung stets unscheinbar sein müßten, zählt er solche mit sehr hell gefärbten und augenfälligen Korollen auf, ebenso unter jenen mit Parthenogenese oder Apogamie.

Auch KIRCHNER führt (1911) eine Reihe von Beispielen an, wo grünliche Blüten einen den Schlupfwespen ausgesprochen angepaßten Bau zeigen. Auch die südeuropäische Knollenlilie (*Hermodactylus tuberosus*) besitzt „fast ganz hellgrüne Blumen, die nur an den Enden der drei zurückgeschlagenen äußeren Blütenblätter je einen großen violettschwarzen Fleck tragen". Ferner zeige eine mexikanische Myrsinacee „an die Befruchtung durch Fleischfliegen angepaßte Blumen von intensiv grüner Farbe". Andererseits hebt KIRCHNER hervor, „daß die Fähigkeit zur Ausbildung anderer als grüner Farbstoffe an den Blüten, das Erscheinen gelber, weißer und roter Farben, schon bei den Anemogamen zu beobachten und hier sicher unabhängig von irgendwelchem Einflusse von Insekten ist". Nach GILTAY (1904) verliert eine Mohnblume, der man die Blütenblätter nimmt, zum

Digitized by Google

größten Teile ihre Anziehungskraft für Bienen und Hummeln. KURR (1833) fand dagegen (nach PLATEAU) bei 32 Pflanzenarten, deren Blumenkronen er entfernt hatte, keinen Unterschied in der Menge der Samen, und BONNIER zählt eine Reihe von Blumen auf, die von den Bienen nach Abfallen der Blumenkronen besucht werden, sofern noch Nektar vorhanden ist. Hierher gehört auch eine Beobachtung DARWINS, nach der bunte Blüten (von *Linaria cymbalaria* u. a.) erst von dem Augenblicke an stark besucht werden, wo sie Nektar abzusondern beginnen.

DETTO fand (1905), daß die auf eine bestimmte Blütenart eingeflogenen Bienen weiterhin auch auf andere, aber gleichfarbige, zwischen den ersteren befindliche Blüten fliegen. Er meint, dies beweise direkt den Farbensinn der Tiere, „weil sie erst in unmittelbarer Nähe, nach Perzeption des fremdartigen Duftes, auf den Blütenunterschied reagieren". Nach meinen früheren Ausführungen brauche ich nicht mehr darauf hinzuweisen, daß solches Verhalten nicht als Beweis für Farbensinn gelten kann; denn es können auch Helligkeitsunterschiede bzw. Helligkeitsgleichheiten für das Verhalten der Bienen bei den fraglichen Versuchen maßgebend sein.

DETTO meint, bei Farbenblumen bewirke normalerweise hauptsächlich die Krone den Anflug auf die einzelne Blüte, doch wirkten unter Umständen auch andere Merkmale der Blüten mit, so daß die Entfernung der bunten Kronenteile nicht unbedingt den Besuch aufhören lasse.

Den oben angeführten Versuchen DARWINS an *Lobelia* stehen solche mit entgegengesetzten Ergebnissen von PLATEAU gegenüber, die ihrerseits wieder von REEKER (1898), KIENITZ-GERLOFF (1898, 1903) u. a. beanstandet bzw. eher als Beweis für die Anziehungskraft der Blütenfarbe aufgefaßt werden.

DETTO (1905) meint, so widersprechende Angaben, wie z. B. jene bezüglich der Wirkung des Wegschneidens der Blätter von *Lobelia* bei DARWINS Versuchen, könnten möglicherweise durch die Annahme erklärt werden, daß die Farben nur notwendig seien für das Herbeilocken der ersten suchenden Bienen, der „Neulinge", aber nicht mehr unbedingt für die einmal eingeflogenen Tiere; so werde man nach Abschneiden der blauen Lobelienunterlippe zwar zunächst keine Biene dahin fliegen sehen, nach einiger Zeit aber würden sich einige, nach und nach mehrere Bienen finden, die nun auch die kronenlosen Blüten nach dem Geruche auffänden.

Endlich sei noch einiger interessanter Experimente gedacht, mit deren Hilfe man in den letzten beiden Dezennien die beim Blumenbesuche der Bienen in Betracht kommenden Umstände aufzudecken bemüht war. Aus früherer Zeit lag (außer den schon erwähnten) fast nur ein Versuch von NÄGELI (1865) vor, der, ohne genauere Angaben über die Art der gewählten Insekten und Blumen zu machen, mitteilte, daß unter den von ihm benützten künstlichen Blumen die Insekten fast nur jene besuchten, in die er vorher riechende Stoffe gebracht hatte. Unabhängig von ihm kam später PLATEAU (vgl. 1907) bei ähnlichen Versuchen zu ähnlichen Ergebnissen. Dagegen wurden bei den von WERY (1904) gewählten Versuchsbedingungen die Bienen von künstlichen Blumen in gleichem Maße angezogen wie von natürlichen, unter Glasglocken gehaltenen. BONNIER (1879) verteilte rote, grüne, gelbe und weiße Platten auf einer Grasfläche; die Tiere flogen

Digitized by Google

in angenähert gleicher Zahl zu den verschiedenen Farben, vom Grün wurden sie nicht weniger angezogen als vom Rot auf dem gleichen grünen Grunde.

LUBBOCK erhob gegen diese Methode eine Reihe von Einwänden und modifizierte den Versuch in der folgenden Weise: Er beklebte Glasstreifen von Form und Größe unserer Objektträger mit blau bzw. grün, orange, rot, weiß oder gelb gefärbtem Papier, legte sie etwa einen Fuß voneinander entfernt auf den Rasen und brachte auf jeden einen zweiten Glasstreifen mit einem Tropfen Honig. Daneben wurde noch ein farbloser Streifen mit einem ähnlichen Tropfen Honig gelegt. Eine Biene war daran gewöhnt worden, um des Honigs willen dahin zu fliegen. „Mein Plan war nun, wenn die Biene zurückkam und etwa $^1/_4$ Minute gesogen hatte, den Honig wegzunehmen, worauf sie zu einem anderen Glase flog, dann nahm ich diesen weg, und sie flog zu einem dritten usf. Auf diesem Wege — denn die Bienen saugen in der Regel 3—4 Minuten — veranlaßte ich sie, nacheinander alle Tropfen zu besuchen, ehe sie zum Nest zurückkehrte. Wenn sie weg war, legte ich alle oberen Gläser mit Honig um und versetzte auch die farbigen Gläser. Es wurde nun die Reihenfolge verzeichnet, in der die Biene zu den verschiedenen farbigen Gläsern flog." Unter 100 Runden suchten die Bienen in 74 Fällen das Blau als eines der ersten drei auf und nur in 26 Fällen als eines der letzten vier. Dagegen besuchten sie das farblose Glas als eines der ersten drei nur in 25 Fällen, als eines der letzten vier in 75 Fällen.

Seit dem Jahre 1895 hat F. PLATEAU in Gent über zahlreiche, sorgfältige und in der mannigfachsten Weise immer aufs neue variierte Versuche auf dem uns beschäftigenden Gebiete berichtet. Seine Arbeiten regten andere Forscher zu ähnlichen Experimenten an, deren Ergebnisse vielfach zu jenen PLATEAUS in Widerspruch stehen. Wir können hier nicht auf die Einzelheiten dieser interessanten Erörterungen eingehen, durch die das verwickelte Problem nach mancher Richtung geklärt wurde; einige der wichtigeren Punkte sind folgende:

Zahlreiche Versuche mit künstlichen Blumen hatten PLATEAU zu der Ueberzeugung geführt, daß bei genügender Ausschaltung störender Nebenumstände die Insekten in der Regel nicht nur farbigen Papieren und bunten Stoffen, sondern auch gut nachgemachten künstlichen Blumen gegenüber sich durchaus gleichgültig verhalten. PEREZ, ANDREAE, WERY u. a. kamen aber bei solchen Experimenten zu anderen Ergebnissen. Versuche von PEREZ (1897), nach welchen es gelingen sollte, verschiedene Insekten (Fliegen und Schmetterlinge) durch lebhaft gefärbte, auf Baumblätter gelegte Stoff- und Papierstücke zu täuschen und anzuziehen, wurden von PLATEAU (1900) mit mannigfachen Variationen wiederholt. Er stellte solche z. B. mit verschieden gefärbten Stoffstücken an, die neben sichtbaren und neben verdeckten Blüten aufgehängt wurden, ferner mit den bekannten farbigen glänzenden Kugeln, die als Christbaumschmuck dienen; dabei fand er die Anziehung durch die farbigen Stoffe so gering, daß man daraus „unmöglich ein Argument für die Anziehung dieser Tiere durch die Blumen herleiten kann". Die bunten Stoffe zogen die Insekten in der Nachbarschaft verdeckter Blumen ebensowenig an wie neben sichtbaren Blumen; die hellleuchtenden Gegenstände mit Metallglanz schienen die Tiere etwas mehr anzuziehen; man könne daraus schließen, daß die Anziehung, die gelegentlich andere Gegenstände als die Blumen ausüben, wahrscheinlich durch Verschiedenheit der zurückgeworfenen Lichtmengen bedingt sei.

Digitized by Google

Exner (1910) befestigte an Grashalmen auf einem Bergabhange „verknüllte Schnitzelchen farbigen Papiers", wobei er solche Farben wählte, wie sie annäherungsweise einer der vielen dort blühenden Blumen entsprachen. „Ein Insekt, von einer dieser Blumen zur anderen fliegend, nahm verhältnismäßig häufig seinen Weg nach meinen Schnitzelchen, augenscheinlich getäuscht. Soviel ich mich erinnere, hat es sich nie auf das Papier gesetzt, ist aber bis auf Zentimeter nahe gekommen, vielleicht auch auf Bruchteile eines Zentimeters. Diese Täuschungen können nur durch die Farbe bedingt gewesen sein."

Andreae (1903) meint, ein wesentlich verschiedenes Verhalten der „hoch differenzierten und der biologisch niederen Insekten annehmen zu können". Erstere (zu welchen er die Bienen zählt) sollen durch die Farbe aus der Entfernung, durch den Duft aus der Nähe angelockt werden, während „die Wirkung dieser anziehenden Faktoren bei den biologisch niederen Insekten eine entgegengesetzte" sein soll.

Versuche über den Insektenbesuch „maskierter" Blumen führten zu Meinungsverschiedenheiten zwischen Forel (dem sich neuerdings Lovell (1909) im wesentlichen anschließt) und Plateau. Letzterer beobachtete, daß die Insekten auch solche maskierte Blumen aufsuchen, während Forel es bestreitet, sofern nur die Blumen völlig maskiert seien; Plateaus Ergebnisse seien aus nicht genügend vollständiger Maskierung zu erklären. Gegen andere Versuche Plateaus erhebt er den Einwand, dieser habe das große Ortsgedächtnis der Bienen nicht genügend berücksichtigt, das z. B. oft überraschend darin zum Ausdrucke komme, daß Bienen und Wespen, wenn sie etwa an einer bestimmten Stelle Honig gefunden hatten, später wieder an genau die gleiche Stelle zurückkehren und den Honig nicht wieder finden, wenn man ihn nur eine kleine Strecke weit von dieser entfernt. Aehnliches wird beobachtet, wenn etwa ein Bienenstock nur etwa 2 m verschoben wird: die heimkehrenden Bienen fliegen dann in großen Mengen dahin, wo der Stock früher gestanden hatte (auch für Vögel (Seeschwalbe) werden von Watson entsprechende Angaben gemacht).

Die Wiederholung der Versuche, die Andreae und Wery mit Blumen unter Gläsern angestellt hatten, führten Plateau zu dem Ergebnisse, daß dieselben bei Vermeidung gewisser Fehlerquellen nicht sowohl gegen, als für seine Ansicht sprechen. Wie verwickelt die Frage durch Nebenumstände werden kann, zeigte Plateau unter anderem durch den Nachweis, daß künstliche Blumen vielfach unter Benützung natürlicher (getrockneter) Fruchtböden hergestellt und mit duftenden Stoffen getränkt werden, so daß auch hier der Besuch der Insekten nicht notwendig durch die Farbe der künstlichen Blumen herbeigeführt zu sein braucht.

Nach seinen durch mehr als 10 Jahre fortgesetzten Untersuchungen kommt Plateau (1907) zu dem Ergebnisse, daß „in den Beziehungen zwischen den befruchtenden Insekten und den entomophilen Pflanzen die mehr oder weniger lebhafte Färbung der Blumenorgane nicht die hervorragende Rolle spielt, die Sprengel, H. Müller und ihre zahlreichen Anhänger ihr zuschrieben. Alle Blumen in der Natur könnten grün wie die Blätter sein, ohne daß ihre Befruchtung durch die Insekten dadurch beeinträchtigt würde. Der bei den meisten Insekten so ausgebildete Geruchssinn ist durchaus kein akzessorischer Faktor, sondern wahrscheinlich der hauptsächliche Sinn, mit dessen Hilfe sie die Blumen entdecken, die Pollen oder Nektar enthalten."

Digitized by Google

Schon dieser Ueberblick über den Stand des Problems zeigt, wie verwickelt die hier zu lösenden Aufgaben sind und wie wenig die ermittelten Tatsachen zu einer Antwort auf die uns in erster Linie beschäftigende Frage nach einem Farbensinne der Bienen genügen. Der Wert so zahlreicher Beobachtungen und mühsamer Experimente wird wesentlich dadurch beeinträchtigt, daß auch sie fast ausnahmslos ohne Kenntnis der Farbenphysiologie angestellt wurden. Es ist mir bei Durchsicht der umfangreichen einschlägigen Literatur keine einzige Tatsache bekannt geworden, die vom Standpunkte der wissenschaftlichen Farbenlehre das Vorhandensein von Farbensinn bei Bienen auch nur wahrscheinlich machte. Bei meinen eigenen Versuchen verhielten auch die Bienen sich wie alle anderen von mir untersuchten Wirbellosen und so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die eines total farbenblinden Menschen. Unter allen in der angedeuteten Richtung bisher von Zoologen und Botanikern erhobenen Befunden ist keiner, der dem widerspräche.

Es ist wohl verständlich, daß jener geistvolle Versuch Sprengels, die Farben der Blumen mit dem Besuche der Insekten in Zusammenhang zu bringen, starken Anklang finden konnte, um so mehr, als er bis jetzt den einzigen Anhaltspunkt für das Verständnis der Entwicklung der Blumenfarben zu bieten scheint. Diese Hypothese setzt aber voraus, daß die Farben von den besuchenden Insekten, wenn nicht genau gleich, doch wenigstens bis zu einem gewissen Grade ähnlich gesehen werden, wie von uns; denn wenn die Farbenwahrnehmungen der Insekten von den unserigen wesentlich verschieden und von solcher Art sind, daß wir uns gar keine Vorstellung von ihnen machen können, dann dürfen wir, meine ich, auch nicht schließen, daß Farben, die für unser Auge auffallend oder anziehend sind, es auch für die Bienen sein müßten. Das Vorhandensein eines dem unserigen auch nur entfernt ähnlichen Farbensinnes bei den Bienen ist aber durch meine Untersuchungen endgültig ausgeschlossen.

Auf der anderen Seite bedarf es keiner Betonung, wie wenig wahrscheinlich die Annahme eines von dem menschlichen von Grund aus verschiedenen und zu ihm in keiner Weise in Beziehung zu bringenden Farbensinnes bei den Bienen wäre, nachdem meine Versuche gezeigt haben, wie groß die Aehnlichkeit der relativen Helligkeitswerte verschiedener farbiger Lichter für alle bisher untersuchten Insekten mit jenen für das total farbenblinde Menschenauge ist.

Wir müssen wohl auch vorsichtig sein mit der Annahme, daß leuchtende Farben, welchen wir in der organischen Natur begegnen, sich entwickelt haben müßten, um gesehen zu werden; wie das Grün der Blätter, das Rot des Blutes, das Goldgelb des Dotters, das Grün der Gräten mancher Fische (*Zoarces vivip.*) gewiß nicht, um gesehen zu werden, zur Ausbildung kamen, ebenso mögen auch bei anderen organischen Gebilden Färbungen unabhängig von einem etwaigen Farbensinne bestimmter Lebewesen und durch Umstände sich entwickelt haben, die wir heute noch nicht genügend übersehen können.

d) Ameisen.

Unsere Kenntnisse vom Lichtsinne bei Ameisen verdanken wir in erster Linie den Arbeiten von Lubbock (1874—1881), Forel (1878—1886) und Graber (1884).

Digitized by Google

Lubbock beobachtete, daß die Tiere im Neste sehr lichtscheu sind, sich vorwiegend an den dunkelsten Stellen sammeln und ihre Puppen an diese tragen. Legte er verschiedenfarbige Glasstreifen auf ein Nest von *Formica fusca*, so sammelten die Tiere sich unter den verschiedenen Streifen in verschiedener Zahl: bei 12 Beobachtungen waren im Ganzen unter dem Rot 890, unter dem Grün 544, unter dem Gelb 495 und unter dem Violett nur 5 Tiere. Ich brauche nicht zu wiederholen, aus welchen Gründen solche Versuche mit farbigen Glaslichtern für die uns in erster Linie beschäftigenden Fragen nach dem Helligkeitswerte der verschiedenen Strahlungen nur von sehr bedingtem Werte sein können. Im Spektrum pflegten die Ameisen ihre Puppen aus dem Violett und Ultraviolett ins Rot zu tragen. Wurde über einen Teil dieses Rot ein Geldstück gelegt, so war der Raum unter der Münze noch dichter besetzt als der übrige. Meist wurden die Puppen in den dunklen Raum jenseits des Rot getragen, zuweilen aus dem Violett zunächst ins Rot und Gelb, nachher von da ins Dunkel jenseits des Rot gebracht. Lubbock schloß aus seinen Versuchen, daß „die Sehgrenzen der Ameisen am roten Ende des Spektrums annähernd die gleichen sind, wie für unser Auge, daß sie für die ultraroten Strahlen nicht empfindlich, dagegen höchst empfindlich für die ultravioletten Strahlen sind, welche unser Auge nicht wahrnehmen kann".

Zu wesentlich gleichen Ergebnissen wie Lubbock kam Forel. Graber, der Arbeiter von *Tetramorium caespitum* untersuchte, fand, daß diese sich verschieden verhielten, je nachdem sie sich mit ihrem gewöhnlichen Medium (Erde) und mit ihrer Brut in Berührung befanden oder nicht. In letzterem Falle gingen sie zum Hellen, während sie in den beiden ersten Fällen in sehr ausgesprochener Weise das Dunkle aufsuchten. Bei den hauptsächlich unter diesen letzteren Bedingungen angestellten Versuchen mit farbigen Lichtern brachten die Ameisen auch bei Wahl zwischen sehr dunklem Blau und hellem Rot die Puppen unter letzteres; daraus schloß Graber, wieder zu Unrecht, daß hier „der Helligkeitsgeschmack gegenüber dem Qualitätseinflusse gar nicht zur Geltung kommt". In anderen Versuchen bestätigte er im wesentlichen Lubbocks Angaben über das Verhalten der Ameisen gegenüber ultravioletten Strahlen.

Loeb (1890) fand die geflügelten Ameisen energisch positiv heliotropisch und ist der Meinung, der Hochzeitsflug derselben sei eben hierdurch bedingt, indem das Sonnenlicht zur Zeit der Geschlechtsreife die Flugbewegungen bei den Ameisen auslöse. Bei Versuchen mit roten und blauen Gläsern fand er die blauen Strahlen vorwiegend wirksam. (Bei den Arbeiterinnen war zur Zeit des Hochzeitsfluges kein Heliotropismus nachweisbar.) —

Die mitgeteilten Untersuchungen genügen natürlich nicht für ein abschließendes Urteil über den Lichtsinn der Ameisen, doch liegt nach allen bisher bekannt gewordenen Befunden die Vermutung nahe, daß auch bei ihnen die Sehqualitäten keine wesentlich anderen sein dürften, als bei den übrigen Insekten. Mit Hilfe der von mir für lichtscheue Arthropoden entwickelten messenden Methoden (s. p. 83) wird es nicht schwer sein, auch auf diese Fragen Antwort zu erhalten.

Digitized by Google

Wahrnehmung des Ultraviolett.

Die ersten Beobachtungen über die Wirkung ultravioletten Lichtes auf Ameisen verdanken wir LUBBOCK (1884). Die Nester der Ameisen (meist *Formica fusca* und *Lasius niger*) wurden in zwei miteinander verbundene Hälften geteilt und die eine mit dem Lichte eines Magnesiumfunkens, die andere mit einer Natronflamme (Bunsenbrenner) belichtet. Die Ameisen, die bekanntlich ihre Puppen immer in den dunkelsten Nestteil bringen, trugen sie in dem vorliegenden Versuche in die von Natronlicht belichtete Hälfte, auch dann, wenn das Licht der anderen durch Abrücken des Magnesiumfunkens so schwach gemacht wurde, daß man die Puppen hier kaum sehen konnte, während jene auf der Natronlichtseite deutlich sichtbar waren. Wurde das ganze Nest mit dunkelviolettem Glase bedeckt, die eine Hälfte außerdem mit einer 1 Zoll hohen Schicht von Schwefelkohlenstoff (der die ultravioletten Strahlen zum großen Teile absorbiert), so sammelten sich alle Ameisen in der letzteren. Ja, selbst wenn ein Teil des Nestes mit dem violetten Glase, der andere nur mit dem Schwefelkohlenstoffe verdeckt war, gingen die Ameisen in den letzteren. Wurde aber die eine Hälfte mit Schwefelkohlenstoff, die andere mit rotem, gelbem oder grünem Glase bedeckt, so gingen die Ameisen unter diese farbigen Gläser. Dies war auch der Fall, wenn neben den drei genannten farbigen Gläsern ein violettes lag; wurde aber dieses mit Schwefelkohlenstoff bedeckt, so sammelten sich die Ameisen unter ihm. War die eine Hälfte des Behälters mit einer 1 Zoll dicken Schicht von Schwefelkohlenstoff bedeckt, die andere mit einer $^1/_4$ Zoll dicken Schicht einer gesättigten dunkelgrünblauen (für Ultraviolett durchlässigen) Lösung von Chromalaun oder von Chromchlorid, so ging. trotzdem diese Lösungen uns viel dunkler erscheinen als der angenähert farblose Schwefelkohlenstoff, doch meist die Mehrzahl der Ameisen unter letzteren.

Diese in durchaus zweckmäßiger Weise angestellten Versuche LUBBOCKS[1]) wurden von FOREL vielfach variiert und bestätigt. Bei einem Versuche mit *Camponotus ligniperdus*, wobei die eine Hälfte des Behälters mit einer 3,8 cm dicken, für Ultraviolett wenig durchlässigen Aeskulinlösung, die andere mit einem „dunklen, kobaltvioletten" Glase bedeckt war, sammelten sich die Tiere unter der für uns viel helleren Aeskulinlösung. FOREL schreibt dazu: „Die ultravioletten Strahlen allein genügten, wie man sieht, um auf die Ameisen nahezu dieselbe Wirkung wie volles Sonnenlicht auszuüben." Wesentlich ist der von FOREL durch seine Versuche mit Ausschalten der Augen (durch Lackieren) erbrachte Nachweis, daß die Ameisen das ultraviolette Licht hauptsächlich mittels der Augen wahrzunehmen scheinen.

Meine oben mitgeteilten Befunde über die Fluoreszenz bei Insektenaugen zeigen, in welcher Richtung neue Untersuchungen über die Wirkung ultravioletten Lichtes bei Ameisen anzustellen sein werden.

Im folgenden gebe ich einen Ueberblick über weitere den Lichtsinn bei Insekten betreffende Literaturangaben. Es sind im wesentlichen Einzelbeobachtungen, die wiederum ohne Kenntnis der wissen-

1) LOEBS Aeußerung (1911), die Versuche LUBBOCKS seien ohne genügende Sachkritik und technische Hilfsmittel angestellt, ist nicht zutreffend. Auch seine Angabe, die Untersuchung der Wirkung ultravioletter Strahlen sei „erst mit der Einführung der Quarzquecksilberlampe von HERAEUS möglich geworden", widerspricht, wie wir sahen, den Tatsachen.

Digitized by Google

schaftlichen Farbenlehre angestellt sind und kein Urteil über die Sehqualitäten der untersuchten Tiere und deren Beziehungen zu den menschlichen gestatten; die von Laien aus solchen Befunden gezogenen Schlüsse über Farbensehen bei Insekten sind sämtlich unhaltbar.

Zunächst seien die wesentlicheren Daten von GRABERs Versuchen mit verschieden hellen farblosen und mit farbigen Glaslichtern angeführt („Zweikammermethode").

Die Larven von *Libellula depressa* fand er „lichtscheu und blauscheu"; bei Wahl zwischen ultravioletthaltigem und ultraviolettfreiem Blau wurde letzteres vorgezogen. „Rot ist die absolute Lust- und ultravioletthaltiges Blau die absolute Unlustfarbe."

Agrion puella fand er hellliebend. „Rot muß bei diesen Libellen ein Ekelgefühl hervorrufen." „Reines Blau als solches ist ihr viel angenehmer, als Weiß." Gegen Ultraviolett war sie so gut wie ganz unempfindlich.

Blatta germanica fand GRABER dunkelliebend und blauscheu. „Ultravioletthaltiges Blau stellt für sie die absolute Unlustfarbe, Rot, event. Gelb die absolute Lustqualität dar." Dieses Verhalten zeigte sich im wesentlichen auch dann, wenn nach vorhergehender Abtrennung der Fühlhörner die Augen sowie der ganze Oberkopf mit einer ca. 3 mm dicken Schicht von ganz heiß aufgetragenem schwarzen Wachs bedeckt wurde.

Stenobothrus variabilis, der hellliebend ist, zog dunkles Blau dem hellen Rot vor, die dunkelliebende *Gryllotalpa* dagegen helles Rot dunklem Blau. Aehnlich verhielt sich *Panorpa communis*. *Notonecta glauca* und *Tettigonia viridis*, die ausgesprochen hellliebend sind, zogen wieder Blau dem Rot vor.

Ich selbst sah bei Spektrumversuchen *Notonecta glauca* zum Gelbgrün bis Grün schwimmen.

Unter den Coleopteren fand GRABER *Chrysomela menthastri* lichtscheu und rothold, „ultravioletthaltiges Blau ist die absolute Unlustfarbe", Rot und Schwarz sei ihm gleich angenehm, das Grün aber sei weniger angenehm als Schwarz usw. *Coccinella globosa* sollte nach GRABER gegen Helligkeitsdifferenzen sehr gleichgültig, dagegen entschieden erythrophil sein. Meine Versuche mit *Cocc. septempunctata* hatten, wie wir oben sahen, wesentlich anderes Ergebnis, wenn ich mit genügend hohen Lichtstärken arbeitete, während ich bei weniger hohen überhaupt keine verwertbaren Resultate erzielte.

Dytiscus marginalis und, in geringerem Grade, *Apion frumentarium* fand GRABER lichtscheu, *Calandra granaria* „weißhold" und „dem Blau zugetan". *Musca domestica*, deren Neigung, zum Hellen zu gehen, in meinen oben mitgeteilten Versuchen aufs deutlichste zum Ausdrucke kommt, fand GRABER gegen Helligkeitsdifferenzen auffallend gleichgültig, wenn auch „phengophil" und „entschieden blauhold".

Bei *Culex*-Larven fand GRABER starke Vorliebe für Weiß gegen Schwarz und für Blau und Grün gegen Rot. „Beim Vergleich mit Rot übte unter allen übrigen Farben das (komplementäre) Grün die größte Anziehung aus, während dasselbe Grün bei der unmittelbaren Konfrontation mit Blau sich entschieden minder angenehm erweist." Für Ultraviolett schien diese Larve keine oder nur sehr geringe Empfindlichkeit zu haben. Der Hundefloh ist nach GRABER hellliebend und rotscheu.

Schon RÉAUMUR (1734) bemerkte, es sei eigentümlich, daß gerade die Schmetterlinge, die das Tageslicht fliehen, es sind, die die beleuchteten Räume aufsuchen. LOEB (1890) schloß aus seinen Beobachtungen, daß von den Nachtschmetterlingen „die meisten Arten nur des Nachts auf Licht reagieren"; es finde also „eine periodische Schwankung der Reizbarkeit statt, und diese Schwankung entspricht dem Wechsel

Digitized by Google

von Tag und Nacht". (Auch RÉAUMUR hatte darauf hingewiesen, daß Nachtfalter auch in einer Schachtel des Abends zu fliegen anfangen.) Die von ihm untersuchten Raupen fand LOEB ausnahmslos „positiv heliotropisch"; aus Versuchen mit roten und blauen Gläsern schloß er wiederum, daß wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen die Bewegungen der Nachtschmetterlinge zur Lichtquelle bestimmten.

Die Lichtreaktionen bei Blattläusen hat zuerst LOEB (1890) untersucht und diese, insbesondere wenn ihnen Flügel gewachsen waren, sehr ausgesprochen positiv heliotropisch gefunden. Die durch rotes Glas gehenden Strahlen wirkten auf die Tiere in gleichem Sinne, nur schwächer, als die durch blaues Glas gehenden.

Unter den Spinnen sah GRABER bei *Lycosa ruricola* eine nicht sehr starke Vorliebe für Hell; sie war ferner „blauhold". *Tegenaria domestica* schien gegen Helligkeitsdifferenzen noch gleichgültiger als *Lycosa*, war aber „unzweifelhaft blauscheu".

PECKHAMS (1887) untersuchten Spinnen, die sich unter Steinen und gefallenen Blättern verbargen. In einem mit roten, gelben, grünen und blauen Gläsern versehenen Kasten zeigten die Tiere ausgesprochene Neigung zum Rot zu gehen. Sie wurden hier im ganzen 181mal gefunden, im Gelb 32mal, im Blau 11mal, im Grün 13mal. Die Verfasser schließen aus diesen Versuchen, daß die Tiere Farbensinn zu besitzen scheinen. Nach meinen Darlegungen bedarf eine solche Schlußfolgerung nicht mehr besonderer Widerlegung.

CARPENTER (1905), der einzelne Exemplare von *Drosophila ampelophila* in Glaszylindern einer Bogenlampe mehr oder weniger näherte, fand, daß das Licht „eine kinetische und eine richtende Wirkung" auf diese Fliege habe. Sie ist „positiv phototropisch", die richtende Wirkung wird nur erkenntlich, „wenn der kinetische Reiz zur Auslösung einer Bewegung genügt". Wird die Fliege sehr hohen Lichtstärken ausgesetzt, so nimmt die kinetische Wirkung zu. Bei Wirkung einer 250-kerzigen Lampe aus 40 cm Entfernung werden die Muskelreflexe des Insektes sehr rasch und heftig und die richtende Wirkung des Lichtes scheint gehemmt, es bestehen keine Anzeichen für Umkehr der richtenden Wirkung von positiv zu negativ. LOEB gibt an, im Spektrum zeige *Drosophila* keine deutliche Bevorzugung des Grün, die Frequenzkurve falle nach dem Blau nicht steil ab.

COLE (1907) untersuchte eine Reihe von Wirbellosen auf ihr Verhalten gegenüber 2 Lichtquellen von sehr verschiedener Größe aber gleicher Lichtstärke (nach der auf p. 43 erwähnten Methode). Er fand unter anderem für *Allolobophora foetida*, für *Bipalium Kewense* (Planarie), für den Mehlwurm und für *Periplaneta americana*, daß sie alle sich vom Lichte, das von einer Seite kommt, wegwenden, daß sie aber zwei gleich lichtstarken, aber verschieden großen Lichtquellen ausgesetzt sich indifferent verhalten; dagegen wandte sich *Vanessa antiopa*, die einer einzelnen Lichtquelle immer zustrebt, von zwei gleichzeitig sichtbar gemachten gleich lichtstarken Lichtquellen der größeren zu; in weniger ausgesprochenem Maße war solches auch bei *Ranatra fusca* (Wasserskorpion) der Fall. —

Ueber die Wirkung des Lichtes auf blinde und geblendete Insekten hat, soweit ich sehe, zuerst POUCHET (1872) Versuche angestellt und Lichtreaktionen bei blinden Muscidenlarven nachgewiesen; später wurden solche an den „augenlosen" (s. u.) Larven von *Musca vomitoria* von J. LOEB (1888) wiederholt. Letztere wenden sich immer vom Lichte weg, und zwar sind diejenigen Lichtreize, welche den oralen Pol treffen, von wesentlicher Bedeutung für die

Digitized by Google

Orientierung. Das Wesen der Orientierung sollte nach Loeb darin bestehen, „daß bei vollendeter Orientierung Symmetriepunkte der Oberfläche des Tieres unter gleichem Winkel von den Lichtstrahlen getroffen werden". Auch hier nahm J. Loeb auf Grund von Versuchen mit roten und blauen Gläsern an, daß wesentlich nur die stärker brechbaren Strahlen imstande seien, einen richtenden Einfluß auf die Tiere auszuüben. Sie verhielten sich unter dem roten Glase gegen das Sonnenlicht, wie unter blauem gegen sehr schwaches Tageslicht. „Die heliotropische Wirksamkeit der schwächer brechbaren Strahlen ist bei den augenlosen Larven der Fliegen viel geringer, als ich sie bei irgendeinem anderen Tier gefunden habe." Auch hier sind zu einwandfreier Beurteilung des Lichtsinnes Spektrumversuche unerläßlich. Messende Untersuchungen mit meinen für *Artemia* entwickelten Methoden dürften wohl keine großen Schwierigkeiten bieten.

Spätere Untersuchungen von Holmes (1905) entsprechen nicht der Loebschen Auffassung. Aus Versuchen von Mast (1911) geht hervor, daß die fraglichen Larven sich sehr rasch an eine bestimmte Lichtintensität gewöhnen, so daß sie nach $^1/_2$ Stunde langem Aufenthalte in einem Lichte von mäßiger Stärke nur bei Zunahme dieser Lichtstärke reagieren. Einzig empfindlich ist die Spitze des Vorderendes, wo sich zwei konische Gebilde finden, die nach Mast den optischen Empfangsapparat darstellen. Bei ihren Bewegungen wenden die Tiere mit ziemlicher Regelmäßigkeit das Vorderende von einer Seite zur anderen, die Bewegungen werden bei plötzlicher starker Belichtung sehr lebhaft. Den Vorgang der Orientierung fand Mast bei den Fliegenlarven im Prinzip ähnlich wie bei *Stentor* und *Euglena* (s. d.), er sei das Ergebnis suchender Bewegungen. Bei Einwirkung zweier Lichtquellen bewegen die Tiere sich auf eine Stelle zwischen beiden zu, deren Lage von der relativen Stärke beider Reizlichter abhängt. Nach Mast sind die fraglichen Orientierungsreaktionen nicht als tropische im Sinne von Loeb aufzufassen. Weder die Richtung der Strahlen durch den Körper noch ihr Winkel mit der Oberfläche noch die Symmetrie der lichtempfindlichen Fläche noch absolute Intensitätsunterschiede seien für die Orientierung von Bedeutung, bzw. nur insofern, als sie einen Intensitätswechsel des Vorderendes bedingen können.

Plateaus Untersuchungen an Myriapoden (1888) erstrecken sich (außer auf den rudimentäre, pigmentlose Augen besitzenden *Niphargus puteanus*) auf zwei blinde Arten, bei welchen er sich selbst von dem völligen Mangel an Sehorganen überzeugte, *Geophilus* und *Cryptops*, und eine sehende Art, *Lithobius forficatus*. Brachte er solche Tiere in einen länglichen Kasten, der mehrere helle und mehrere dunkle Abteilungen hatte, so ward *Lithobius* 35mal häufiger in den dunklen als in den hellen Teilen gefunden. Der blinde *Geophilus* (*longicornis*) war 2—4mal häufiger im Dunkeln als im Hellen. Zwei Exemplare von *Cryptops* wurden ausnahmslos in der dunklen Abteilung gefunden. Die blinden Arten brauchten, ebenso wie die sehenden, ziemlich lange Zeit, um wahrzunehmen, daß sie aus teilweiser oder vollständiger Dunkelheit ins Tageslicht kamen.

Nagel (1896) prüfte Plateaus Ergebnisse für *Geophilus* nach und bestätigte sie im wesentlichen; er fand, daß *Geophilus* bei Uebergang von Dunkel zu Hell plötzlich stutzte, und meint, die Wahr-

Digitized by Google

nehmung des Helligkeitswechsels, die nach PLATEAU nur langsam erfolgt, geschehe doch ziemlich rasch.

D. AXENFELD (1899) machte, wie früher schon RÉAUMUR, Versuche mit Verdecken eines Auges bei verschiedenen Insekten. Die photophilen unter diesen bewegten sich danach im Kreise nach der Seite des offenen, die photophoben nach der Seite des verdunkelten Auges. Zu diesen letzteren zählt er den Skorpion, die Feldgrille, Maulwurfgrille, *Periplaneta* und merkwürdigerweise auch *Coccinella*, die in Wirklichkeit, wie meine Versuche zeigen (s. d.), in hohem Grade das Helle liebt. Fliegen und andere Insekten, welchen er die untere Hälfte der Augen geschwärzt hatte, fielen, wenn sie auf einem Tische laufend an dessen Ende gekommen waren, auf die Erde herunter. Dagegen fanden sie gut ihren Weg, wenn man die oberen Augenhälften ausgeschaltet hatte. Solche liefen mit geneigtem Kopfe und mit gekrümmtem Körper (die Konvexität der Krümmung nach oben gerichtet); jene Fliegen dagegen, deren untere Augenhälften verdeckt waren, hoben den Kopf, streckten die Vorderbeine vor und kamen gelegentlich auf den Rücken zu liegen.

GRABER lackierte (1884) die Augen von *Blatta germanica* mit einer schwarzen Wachskappe, von der er sicher zu sein glaubte, daß sie wirklich alles Licht vom Auge abhalte. Er fand, daß die Tiere auch jetzt noch die dunkle Hälfte ihres Behälters der hellen, die rote der blauen vorziehen und schloß daraus, daß auch diese geblendeten Schaben „licht- und farbenempfindlich resp. blauscheu" seien. DUBOIS verdeckte bei einem brasilianischen Leuchtkäfer (*Cucujo*) mit paarigen Brustleuchtorganen eines von diesen. Das Tier kroch nur nach der Seite des nicht verdeckten Organs, bei Verdecken beider Brustorgane wurde es unsicher in seinen Bewegungen (vgl. DITTRICH, 1888). Bewegungen nach der Seite des unbedeckten Auges sah u. a. auch PARKER (1903) bei *Vanessa antiopa*, RÀDL (1903) bei *Dexia carinifrons* und bei *Calliphora*. Ganz unzulänglich erscheint J. LOEBS (1911) Deutung für die fraglichen Erscheinungen: „Die Erklärung liegt wohl darin, daß das Schwärzen eines Auges das Tier in denselben Zustand bringt, wie Entfernung oder Schädigung einer Gehirnhälfte. LOEB hatte nämlich schon früher beobachtet, daß, wenn man einer Stubenfliege die linke Gehirnhälfte exstirpiert, die Fliege bei ihren Progressivbewegungen nicht mehr geradeaus geht, sondern die Tendenz hat, sich im Kreise zu bewegen, wobei die unverletzte Seite gegen das Zentrum gewendet ist." CARPENTER fand (1905), daß *Drosophila* nach Schwärzung eines Auges ziemlich gerade auf das Licht zukroch, wenn auch regelmäßig eine Neigung hervortrat, nach der Seite des normalen Auges zu gehen. HOLMES (1905) fand, daß *Ranatra* nach Schwärzung eines Auges zunächst stark nach dem unverdeckten abweicht, daß diese Neigung aber nach wiederholten Versuchen geringer wird, das Tier sich also bald an die neuen Verhältnisse gewöhnt. Wurden solchen Tieren die hinteren Augenhälften geschwärzt, so kamen sie stets direkt auf die für sie eben sichtbare Lichtquelle zu. Wurden die vorderen Hälften geschwärzt, so liefen die Tiere beständig von einer Lichtquelle zur anderen, weil nun jedesmal nur von hinten Licht in ihre Augen fallen konnte (COLE).

MAYER und SOULE (1906) untersuchten Raupen von *Danais plexippus* und fanden sie „für ultraviolette Strahlen positiv heliotropisch, aber fast, wenn nicht ganz gleichgültig gegenüber den Strahlen des sichtbaren Spektrums". Dies wird aus Versuchen geschlossen, bei welchen die Tiere sich in einer Pappröhre befanden, die an einem Ende verschlossen war, am anderen einmal mit diffusem Tageslichte, das andere Mal mit dem Lichte einer 36-kerzigen, 4 Fuß entfernten Kerosinlampe bestrahlt wurde; im ersten Falle kroch die Mehrzahl der Tiere zum hellen Ende der Röhre, im zweiten gingen 28 von den Tieren nach der Lichtseite, 21 nach der dunklen Seite. Der Unterschied wird darauf zurückgeführt, daß dem Kerosinlichte die ultravioletten Strahlen „fehlen". Nach meinen Untersuchungen wird man auf derartige

Digitized by Google

Befunde schon deshalb keinen großen Wert legen können, weil keine Angaben darüber gemacht sind, wie die Innenfläche der Pappröhre beschaffen war, nicht auf die Möglichkeit von Reflexen geachtet wurde u. a. m.

C. Cephalopoden.

Trotzdem das Cephalopodenauge vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen ist, hat man bisher niemals versucht, über den Lichtsinn der Kopffüßer Aufschluß zu bekommen.

Das Cephalopodenauge ähnelt jenem der Wirbeltiere unter anderem in der Art der Bilderzeugung durch eine verhältnismäßig große Linse und in der Fähigkeit zu ausgiebigen akkommodativen Aenderungen (s. den 3. Teil). Die Netzhaut, über deren feineren Bau uns eingehende Forschungen insbesondere von GRENACHER (1884) und von HESSE (1900) aufgeklärt haben, zeigt als hier wesentlichsten Bestandteil lange, stäbchenartige Gebilde, die zum Unterschiede vom Wirbeltierauge glaskörperwärts gerichtet sind und von einer langen feinen Neurofibrille durchzogen werden, in der wir nach HESSE das lichtrezipierende Element zu sehen haben; sie endet dicht unter der die Netzhaut vom Glaskörperraume trennenden Grenzhaut in einem feinen Knöpfchen. RAWITZ (1891) sah zuerst, daß das Pigment im Cephalopodenauge unter dem Einflusse des Lichtes nach vorn wandert, bei genügender Belichtung so weit, daß auch die Endknöpfchen vollständig vom Pigment umschlossen werden (vgl. Fig. 33, p. 229).

Ich konnte (1902, 1905) den Nachweis führen, daß in der Cephalopodennetzhaut ein dem Sehpurpur der Wirbeltiere in vielen Beziehungen sehr ähnlicher, hochgradig lichtempfindlicher Farbstoff vorhanden ist (vgl. p. 182).

Da die mir zur Verfügung stehenden erwachsenen Cephalopoden keine genügende Neigung zeigten, zum Lichte zu schwimmen, und da auch Fütterungsversuche sich nicht in einer für meine Zwecke geeigneten Weise vornehmen ließen, suchte ich (1910) den mich beschäftigenden Fragen zunächst durch das Studium der Pupillenreaktion näher zu kommen.

Von meinen Vorversuchen sind folgende für die weiteren Beobachtungen von Wichtigkeit: Bestrahlt man das Auge einer frischen *Eledone* oder *Sepia* z. B. mit einer elektrischen Taschenlampe, die man in stets gleichem Abstande vom Auge in verschiedenen Richtungen vorhält, so hängt unter sonst gleichen Bedingungen der Grad der Pupillenverengerung wesentlich von der Richtung des einfallenden Lichtes ab: ich fand sie am stärksten, wenn das Licht gerade von außen oder etwas schräg von außen-unten ins Auge fiel; dabei war es ziemlich gleichgültig, ob es mehr von vorn, gerade von außen oder mehr von rückwärts kam. Schräg von oben kommendes Licht hat unter sonst gleichen Verhältnissen deutlich geringere Pupillenverengerung zur Folge als das in der Horizontalen einfallende; schräg von unten einfallendes bedingt im allgemeinen ausgiebigere Verengerung als von oben kommendes, aber weniger starke, als das von außen oder etwas außen-unten kommende.

Die relativ starke Pupillenverengerung bei von außen oder außen-unten eintretendem Lichte hängt wohl damit zusammen, daß in diesem Falle das Licht auf oder nahe an den etwas nach oben vom hinteren Pole wagerecht durch die Netzhaut ziehenden „Streifen des deutlichsten Sehens" trifft, und daß diese für das Sehen wichtigsten Partien auch die ausgiebigste Pupillenverengerung vermitteln.

Digitized by Google

Wir begegnen hier einer neuen weitgehenden Analogie mit den Verhältnissen im Menschenauge, für welches letztere ich durch messende Versuche nachweisen konnte, daß die der Gegend des deutlichsten Sehens entsprechenden Netzhautpartien pupillomotorisch sehr viel wirksamer sind als die übrige Netzhaut.

Die Wirkung verschiedener homogener Lichter auf die Sepienpupille untersuchte ich zunächst in folgender Weise: Eine frische *Sepia* wird in einem Parallelwandgefäße durch an passender Stelle angeschobene Glasplatten so weit fixiert, daß sie wenig oder gar nicht vorwärts bzw. rückwärts schwimmen kann. Das Bassin läßt sich auf glatter Unterlage leicht gleitend so verschieben, daß alle Erschütterungen des Tieres vermieden werden, die, wie wir aus interessanten Untersuchungen von Krusius (1909) wissen, schon merkliche Erweiterung der Pupille zur Folge haben können.

Zunächst brachte ich eine *Sepia* in die verschiedenen Lichter des Spektrums und beobachtete jedesmal die Pupillenverengerung, die bei Wegziehen eines die Augen zwischen den einzelnen Versuchen vor Lichteinfall schützenden schwarzen Kartons eintrat. Bei Belichtung mit dem Rot, selbst mit dem Rotorange eines mäßig lichtstarken Spektrums erfolgt auch bei dunkeladaptierten Tieren (s. u.) im allgemeinen ziemlich unbedeutende Pupillenverengerung; die im völlig Dunkeln sehr weite Sepienpupille bleibt bei Bestrahlung mit solchen Lichtern immer noch ziemlich weit. Im Gelb wird bei Wegziehen des Kartons die Pupille deutlich enger als im Rotorange, doch ist die Verengerung auch jetzt noch wenig ausgiebig, selbst wenn das gelbe Licht unserem Auge ziemlich hell erscheint. Im Gelbgrün wird bei Wegziehen des Kartons die Pupille viel enger, häufig so eng, daß nur noch ein schmaler Spalt von ihr sichtbar bleibt. Im Blaugrün verengt sie sich gleichfalls noch ausgiebig, aber nicht mehr ganz so stark wie im Gelbgrün. Im Blau ist die Verengerung etwas weniger ausgiebig als im Blaugrün, aber noch deutlich stärker als im Rotgelb und Rot des gleichen Spektrums. Im mittleren Violett ist die Verengerung wieder geringer als im Blau, aber im allgemeinen noch stärker als im Rot. Ebenso wie die Sepienpupille verhielt sich die von *Eledone*.

Da ich wegen der starken Verengerung im Gelbgrün in der Regel nicht mit sehr lichtstarken Spektren arbeitete, konnte die Beobachtung der Pupillenreaktion im Blau und im Violett wegen nicht genügender Helligkeit schwierig werden; in solchen Fällen brachte ich eine mit rubinrotem Glase versehene elektrische Taschenlampe so an, daß ihr Licht möglichst schräg von oben auf die Iris fiel, auf die es dann keine störende Wirkung übt, während es die Beobachtung des Pupillenspieles wesentlich erleichtert.

Noch bequemer lassen sich die fraglichen Veränderungen auf photographischem Wege verfolgen. Die technischen Einzelheiten, die bei derartigen von mir in größerem Umfange vorgenommenen Blitzlichtaufnahmen zu beachten sind, habe ich an anderer Stelle (1910) ausführlich geschildert. Ich muß mich hier darauf beschränken, in Tafel II einige Aufnahmen von Sepienaugen in verschiedenen Lichtern des Spektrums wiederzugeben, die zur Illustration der oben gegebenen Darstellung genügen mögen und wohl ohne weiteres verständlich sind. Die 4 oberen Aufnahmen zeigen das Verhalten der Sepienpupille im Dunkeln, im schwach rötlichen Gelb, im Grün und im Blau eines Spektrums; die 4 unteren, kleineren Bilder zeigen das Auge einer anderen *Sepia* im Rot, Gelb, Gelbgrün und Blau eines Spektrums.

Digitized by Google

Dunkel

Schwach rötliches Gelb

Grün

Blau

Leicht gelbliches Rot

Leicht rötliches Gelb

Gelbgrün

Blau

Aufnahmen von Sepienaugen in verschiedenen Lichtern des Spectrums.

Verlag von Gustav Fischer, Jena. J. B. Obernetter, München, re

Digitized by Google

Digitized by Google

Die mitgeteilten Befunde konnte ich noch durch verschiedene andere Methoden erhärten und erweitern, über die ich früher ausführlicher berichtet habe.

Im Zusammenhange mit dem hier Mitgeteilten sind die folgenden vergleichenden Beobachtungen an Cephalopoden- und Menschenpupillen bei abwechselnder Bestrahlung mit roten und blauen Glaslichtern von besonderem Interesse.

Ich brachte eine *Sepia* vor den Ausschnitt eines ca. 3 m langen „Tunnels" (s. o.), in dem eine fünfzigkerzige Lampe in passendem Abstande glühte; ein rotes und ein blaues Glas waren in einem Rahmen dicht nebeneinander so angebracht, daß durch kleine Verschiebungen des letzteren ein quadratischer Ausschnitt in der Stirnfläche des Tunnels abwechselnd mit dem einen und dem anderen farbigen Glase verdeckt werden konnte. Belichtung des Sepienauges ergab konstant, daß bei Erscheinen des Blau die Pupille ziemlich eng, bei Erscheinen des Rot sehr weit wurde. Brachte ich an Stelle der *Sepia* mein eigenes rechtes Auge vor den Ausschnitt im Tunnel, während ich vor meinem linken eine Vorrichtung zur entoptischen Beobachtung der konsensuellen Pupillenreaktion trug, so zeigte sich, daß meine Pupille, umgekehrt wie die der *Sepia*, bei Erscheinen des Blau weiter, bei Erscheinen des Rot beträchtlich enger wurde.

Entsprechende Versuche stellte ich mit gleichem Ergebnisse an der auf p. 56 (Fig. 6a) beschriebenen photometrischen Vorrichtung an, vor deren rechtem Ausschnitte sich ein Rotfilter, vor dem linken ein Blaufilter befand.

Alle meine Versuche, von welchen ich hier nur einige wenige anführen kann, zeigen, daß bei den untersuchten Cephalopoden die Kurve der pupillomotorischen Reizwerte der verschiedenen homogenen Lichter der Helligkeitskurve für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke und für den normalen dunkeladaptierten bei passend herabgesetzter Lichtstärke insofern entspricht, als dort wie hier die Kurve ihr Maximum in der Gegend des gelblichen Grün hat und von da nach dem langwelligen Ende rasch, nach dem kurzwelligen langsamer absinkt. Soweit meine bisherigen Messungen ein Urteil gestatten, ist auch die Art des Absinkens der Kurven in beiden Fällen eine ähnliche oder die gleiche.

Wir wissen aus den schon im ersten Abschnitte erwähnten Untersuchungen von M. Sachs (1893), die durch Abelsdorff (1900) bestätigt wurden, daß beim Menschen der pupillomotorische Reizwert eines Lichtes von seiner scheinbaren Helligkeit abhängt und daß demgemäß beim total farbenblinden Menschen die motorischen Reizwerte den farblosen Helligkeitswerten der farbigen Lichter entsprechen. Bei abwechselnder Bestrahlung mit passenden roten und blauen Reizlichtern verengt sich die Pupille des total Farbenblinden im Blau, jene des Normalen im Rot.

Die Pupillenreaktion der von mir untersuchten Cephalopoden verhielt sich somit in den hier in Betracht kommenden Punkten ähnlich oder ganz so, wie die des total farbenblinden Menschen. —

Noch auf einem anderen, von dem eben beschriebenen ganz verschiedenen Wege kam ich zu dem gleichen Ergebnisse hinsichtlich des Lichtsinnes der Cephalopoden. Es war bisher nur bekannt, daß junge Cephalopoden Neigung zeigen, zum Lichte zu schwimmen, genauere

Digitized by Google

Untersuchungen hierüber fehlten. Ich brachte *Loligo*-Embryonen, die ca. 3—7 mm lang und etwa 2—3 Wochen von der Reife entfernt waren, im Parallelwandbassin ins Spektrum. Die Tiere zeigten lebhafte Neigung, aus den dunklen Bassinteilen wie aus dem Rot, dem Blau und dem Violett des Spektrums nach dem gelblichen Grün bis Grün zu schwimmen und sich vorwiegend in dieser Gegend zu sammeln, in ähnlicher oder der gleichen Weise, wie ich es bei verschiedenen Krebsarten und Fischen gefunden hatte (s. d.). Fig. 11 zeigt die Verteilung der Tiere in einem bestimmten Augenblicke.

In einem zur Hälfte mit rotem, zur Hälfte mit blauem Glase bedeckten, von einer Bogenlampe gleichmäßig bestrahlten Bassin eilten die *Loligo* lebhaft zum Blau, auch dann, wenn dieses meinem hell-adaptierten Auge beträchtlich dunkler erschien als das Rot; die Tiere

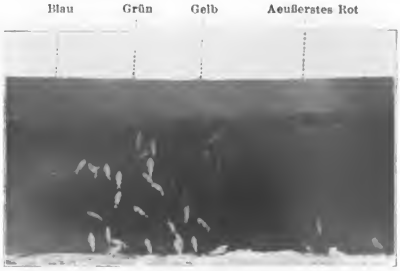


Fig. 11. Larven von *Loligo* im Spektrum (Blitzlichtaufnahme). Die Neigung der Tiere, sich im Gelbgrün bis Grün zu sammeln, ist deutlich.

verhielten sich also auch hier wieder so, wie es nach meinen Pupillenuntersuchungen an *Sepia* und *Eledone* zu erwarten war, falls der Lichtsinn bei *Loligo* im wesentlichen der gleiche ist wie dort.

Meine Befunde ermöglichen es zum ersten Male, eine Vorstellung von der Art des Lichtsinnes der Kopffüßer zu gewinnen: der Annahme, daß auch ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie jene des total farbenblinden und des dunkeladaptierten, bei herabgesetzter Lichtstärke sehenden normalen Menschen, entsprechen sämtliche bei meinen verschiedenen Versuchsanordnungen erhaltenen Ergebnisse, ja, diese hätten sich nach einer solchen Annahme bis ins einzelne voraussagen lassen.

Der Nachweis dieser Reaktionen bei Embryonen, die noch mehrere Wochen von der Reife entfernt waren, ist von besonderem Interesse im Hinblicke auf die auch neuerdings wieder erörterte Frage, ob die charakteristischen Lichtreaktionen schon bei der Geburt vorhanden sind.

Man hat bekanntlich mehrfach versucht, über einschlägige Fragen durch das Studium der bei Belichtung des Auges auftretenden Aktionsströme Aufschluß zu bekommen. Wir sahen schon oben (vgl. p. 19)), daß nach den bis jetzt vorliegenden Messungen bei Hühnern und Schildkröten die Aktionsströme keine Schlüsse

Digitized by Google

auf entsprechendes Verhalten der Lichtwahrnehmung bzw. Lichtempfindlichkeit gestatten. Bei Untersuchung der Aktionsströme im *Eledone*-Auge fand PIPER (1905) stets und konstant das Maximum im Blaugrün (Wellenlänge etwa 500 $\mu\mu$), d. h. von allen Strahlen des benützten Spektrums sollten die blaugrünen maximalen Reizwert für das *Eledone*-Auge besitzen. Also auch hier lassen sich, wie meine Versuche zeigen, die bisher vorliegenden Befunde über Aktionsströme nicht zur Beantwortung der uns beschäftigenden Fragen nach dem Lichtsinne der Tiere verwerten.

Da PIPER bei Reizung der isolierten *Eledone*-Netzhaut mit rotem Lichte die Aktionsströme beträchtlich stärker fand als bei Reizung des uneröffneten Auges, äußerte er die Vermutung, es seien im letzteren Falle die langwelligen Lichter durch die möglicherweise grünlich oder bläulich gefärbten Medien zum Teile absorbiert worden. Im Hinblicke hierauf untersuchte ich mehrere Linsen von *Eledone* und *Sepia* genau auf etwaige Färbung, fand sie aber, ebenso wie den dünnflüssigen Bulbusinhalt, stets farblos, die Linsen zuweilen eine Spur gelblich, niemals grünlich oder bläulich. Vorhalten der Linsen vor das Spektroskop hatte keine merkliche Verminderung der Helligkeit des Spektrums und keine nachweisliche Verkürzung desselben am langwelligen Ende zur Folge. Bei Untersuchung im violetten und ultravioletten Lichte zeigten solche Linsen deutliche, aber nicht starke Fluoreszenz, die in manchen Fällen auf die Kernschichten der Linse beschränkt war.

Weitere Versuche, die ich mit Cephalopoden anstellte, galten der Ermittlung der adaptativen Aenderungen ihres Sehorganes.

Dunkeladaptierte *Loligo*-Larven schwimmen sowohl im Spektrum als bei den Glaslichtversuchen wesentlich lebhafter zum Lichte, als ceteris paribus die helladaptierten: solche, die einige Zeit im Hellen gestanden hatten, konnte ich in einem mäßig lichtstarken Spektrum nicht im Gelbgrün bis Grün sammeln, wohl aber, wenn ich das Spektrum lichtstärker machte. Für genauere messende Bestimmung der hier zum Ausdrucke kommenden adaptativen Aenderungen waren die mir zur Verfügung stehenden Embryonen nicht geeignet. Dagegen führte die Prüfung der pupillomotorischen Adaptation bei den erwachsenen Cephalopoden zu interessanten Ergebnissen: Ich brachte die Tiere bei verschiedenen Adaptationszuständen im Dunkelzimmer vor den zunächst verdeckten Ausschnitt des vorher erwähnten Tunnels und prüfte ihre Pupillenreaktion bei kurzdauernder Belichtung durch Oeffnen des Ausschnittes. Zur Untersuchung bei sehr geringen Lichtstärken benutzte ich wieder eine passend gehaltene kleine Lampe mit rubinrotem Glase, deren das Pupillenspiel nicht störend beeinflussendes Licht zur Beobachtung eben hinreichte.

Bringt man eine *Sepia* in helles Licht, so schließt sich ihre Pupille meist vollständig, indem die beiden Lappen der oberen Irishälfte weit heruntergehen und die untere Irispartie, insbesondere auch der nach oben gerichtete Sporn in deren Mitte, nach oben rückt. Die Reaktion ist auf das belichtete Auge beschränkt, es erfolgt keine synergische Verengerung der Pupille des anderen Auges. Bei nicht sehr hellem Lichte bleibt vorn und hinten noch ein schmaler, vertikaler Spalt ungeschlossen (vgl. Fig. 16 auf p. 174), bei etwas größerer Lichtstärke schließt sich auch dieser, und es ist daher nicht möglich, die Netzhaut mit so hohen Lichtstärken zu bestrahlen, wie ceteris paribus z. B. in unserem Auge, dessen Pupille ja auch bei blendend hellem Reizlichte immer noch beträchtliche Lichtmengen durchläßt. Diese Verhältnisse sind wesentlich bei Beurteilung des von mir bestimmten Umfanges der pupillomotorischen Adaptation bei Cephalopoden.

Digitized by Google

Indem ich die schwächsten Reizlichter aufsuchte, die einmal bei gut dunkeladaptierten, das andere Mal bei helladaptierten Sepien Pupillenverengerung hervorrufen, fand ich, daß zur Auslösung eben merklicher Reaktion im lange dunkeladaptierten Sepienauge etwa der 1200ste Teil von der im helladaptierten erforderlichen Lichtstärke genügte. Weitere messende Versuche mit verschieden lange dunkeladaptierten Tieren zeigten, daß die pupillomotorische Erregbarkeit des helladaptierten Sepienauges unmittelbar nach Eintritt ins Dunkle zunächst verhältnismäßig rasch, weiterhin langsamer zunimmt.

Cowdry (1911) machte die Farbenänderung von *Octopus* zum Gegenstande eingehender Studien und fand, daß optische Reflexe wirksame Faktoren bei Erzeugen des gestreiften und auch, wenngleich in geringerem Grade, des gefleckten Musters sind; doch hängen die gleichmäßigen Färbungen nicht durchaus von diesen Reflexen ab. Im allgemeinen ändert *Octopus vulg.* seine Farbe so, daß sie der Helligkeit des Grundes entspricht, insbesondere, wenn er in eine neue Umgebung übergeht. Dieser Farbenwechsel hängt allein von der Reizung eines Reflexbogens ab, der von der Netzhaut durch den Sehnerven zum Gehirn und von da durch verschiedene Nervenstränge zu den Chromatophoren verläuft. Cowdry hält es für äußerst unwahrscheinlich, daß die Farbe des Grundes dabei eine Rolle spielt, insbesondere auch deshalb, weil im allgemeinen der Grund, auf dem *Octopus* lebt, grüne, gelbe oder auch blaue Farben zeigt, d. h. eben jene, die das Tier nicht annehmen kann.

Ueber merkwürdige, durch das Licht bei Cephalopoden hervorgerufene Körperbewegungen, die Steinach (1901) beobachtete, sei hier kurz berichtet, wenn sie auch mit den uns beschäftigenden Fragen nicht in unmittelbarem Zusammenhange stehen.

Wenn man eine *Eledone* plötzlich der Sonnenstrahlung aussetzt, so färbt sie sich in 2—3 Sekunden auf der ganzen Oberfläche dunkelbraun, beginnt dann die Saugnäpfe zu bewegen, löst sich von der Saugstelle los und schwimmt hastig im Behälter herum, bis sie an einen schattigen Platz kommt; hier saugt sie sich wieder an. Nach Entfernung beider Augen benehmen die Tiere sich ähnlich wie normale, nur orientieren sie sich nicht so gut und saugen sich erst nach einigem Herumirren an der schattigen Stelle an. In einem halb belichteten, halb verdunkelten Behälter wandert auch das geblendete Tier mit Sicherheit in den Schatten, jener Reflex ist also nicht von den Augen ausgelöst. An abgeschnittenen Armen von *Octopus* oder *Eledone* ruft Belichtung Bräunung und nach wenigen Sekunden ein Spielen der Saugnäpfe hervor, hieran schließen sich schlängelnde Bewegungen der ganzen Arme; nach Beschattung kommen sie wieder zur Ruhe. Die Analyse dieser lokomotorischen Erscheinungen lehrt nach Steinach, daß sie aus zwei verschiedenen Vorgängen zusammengesetzt sind: 1) aus der Fortleitung des durch den Lichtreiz in den Chromatophoren erzeugten Erregungszustandes zur Haut der Saugnäpfe auf muskulären Bahnen (Reizübertragung ohne Vermittlung des Nervensystems) und 2) aus einer echten, von den Saugnäpfen ausgelösten, geordneten Reflexbewegung.

D. Muscheln.

Ich berichte zunächst über Untersuchungen an solchen Muscheln, in deren seit lange als lichtempfindlich bekannten Siphonen (s. u.) sich bisher keine als Sehorgane anzusprechende Elemente haben nachweisen

Digitized by Google

lassen und die bei passender Versuchsanordnung sich für meine Zwecke genügend geeignet erwiesen (1910). Letzteres war insbesondere der Fall bei *Pholas dactylus*, *Psammobia vespertina*, *Solen ensis*, *Solen siliqua*, zum Teile auch bei *Cardium tuberculatum*. Die Siphonen dieser Muscheln sind zwar in bezug auf Größe, Anordnung und Pigmentgehalt recht verschieden, zeigen aber in den uns hier zunächst interessierenden Punkten so übereinstimmendes Verhalten, daß ich auf gesonderte Beschreibung der Versuche für jede einzelne Art verzichten kann.

Der beste Kenner der einschlägigen anatomischen Verhältnisse, Herr Prof. Hesse, hatte die Freundlichkeit, mir auf eine diesbezügliche Anfrage folgendes mitzuteilen: „Ich habe seinerzeit in den Siphonen von *Psammobia* und *Pholas* und im Mantelrand von *Pinna*, die mir alle Licht- bezw. Schattenreaktion gegeben hatten, nach Sehzellen gesucht. Wenn ich keine gefunden habe, so ist das natürlich kein Beweis, daß sie nicht da sind, um so weniger, als mir jeder Anhalt fehlte, ob die Zellen in der Epidermis oder unter ihr zu suchen seien und wie ihre Gestalt etwa sein könnte."

Ueber die anatomischen und biologischen Verhältnisse mögen folgende Andeutungen genügen: Bei *Solen* ragen die kurzen, mit ziemlich langen Tentakeln versehenen Siphonen etwa $^1/_2$—$1^1/_2$ cm aus der langen, schmalen scheidenförmigen Schale heraus, bei Belichtung ziehen sie sich mehr oder weniger stark zurück, wobei der Sipho sich etwas zu schließen pflegt. (Ich habe bei meinen hier mitzuteilenden Beobachtungen im allgemeinen nur die charakteristische Belichtungsreaktion zum Gegenstande der Untersuchung gemacht, dagegen die bei manchen Arten deutliche Reaktion bei Verdunklung nicht weiter verfolgt.)

Bei *Cardium tuberculatum* zeigen die Siphonen an ihrer Basis viel dunkles klumpiges Pigment, während dieses in den Tentakeln sich nur in mäßigen Mengen und in feinster Verteilung findet.

Bei *Psammobia* sind die an ihrer Spitze mit kleinsten Tentakeln versehenen Siphonen frei von Pigment. Sie ragen bei frischen Tieren als platte, kegelförmige Gebilde vielfach nur 1—2 cm weit aus der Schale, treten aber nicht selten auch als 5—6 cm lange, dünne weißliche Röhren weit hervor; ich fand mehrfach, daß sie in diesem letzteren Zustande nicht so fein und ausgiebig auf Licht reagierten wie im ersteren, und stellte daher größere Versuchsreihen mit Vorliebe bei solchen Tieren an, die ihre Siphonen nicht maximal weit hervorgestreckt hatten.

Bei *Pholas* sind die beiden Siphonen äußerlich zu einem verhältnismäßig mächtigen, kegelförmigen, von zwei Röhren durchzogenen Gebilde verwachsen; um die Röhren und an der Spitze des Kegels findet sich meist reichlich Pigment; bei Belichtung zieht sich der ganze Sipho mehr oder weniger zurück. Die Zeit zwischen dem Augenblicke der Belichtung und dem Beginne der Einziehung hängt wesentlich von der Lichtstärke des Reizlichtes und dem Adaptationszustande des Tieres ab. Bei geringen Lichtstärken ist ceteris paribus die Latenzzeit im allgemeinen größer als bei hohen und kann bis zu 2 Sekunden und mehr betragen.

Bringt man ein Bassin mit einer der genannten Muschelarten (auf die Einzelheiten der Versuchsanordnungen kann hier nicht eingegangen werden), nachdem die Tiere längere Zeit im Dunkeln gestanden hatten, so in ein ziemlich lichtstarkes Spektrum, daß die Siphonen eines Tieres von homogenem roten Lichte getroffen werden, so zeigen diese in der Regel keine oder nur sehr geringe Verkürzung; gleitet das Bassin nun langsam seitwärts, so daß der Sipho in orangefarbiges Licht kommt, so ist auch jetzt meist nur geringe Verkürzung bemerkbar; bei Bestrahlung mit dem reinen Gelb des Spektrums wird sie deutlich größer, ist aber noch immer nicht sehr stark; sowie aber

Digitized by Google

bei Weitergleiten des Bassins der Sipho ins Gelbgrün bis Grün des Spektrums gelangt, nimmt regelmäßig die Verkürzung rasch sehr beträchtlich zu; im Blaugrün ist sie nie größer, als sie im Gelbgrün gewesen war, bleibt aber noch ziemlich beträchtlich. Gleitet das Bassin ins Blau und Violett, so kann man, insbesondere bei *Psammobia*, gelegentlich wahrnehmen, daß der Sipho wieder länger wird, als er im Gelbgrün gewesen war.

Eindringlicher als diese letzteren sind solche Versuche, bei welchen man einen vorher nicht bestrahlten Sipho zunächst ins Violett des Spektrums bringt und dann das Bassin so seitlich gleiten läßt, daß er allmählich von längerwelligem Lichte getroffen wird; dabei zeigt sich regelmäßig folgendes: Bei Bestrahlung mit dem Violett eines lichtstarken Spektrums erfolgt deutliche Verkürzung des vorher dunkel gehaltenen Sipho, die stärker als jene im Orange, aber schwächer als jene im Gelbgrün ist. Wird bei Verschieben des Bassins der Sipho nun von blauem Lichte getroffen, so verkürzt er sich etwas mehr, noch mehr bei Uebergang zum Blaugrün und gelblichen Grün; in letzterem ist die Verkürzung wieder am stärksten. Wird der Sipho nun weiter ins Gelb und Rot des Spektrums verschoben, so sieht man ihn bei manchen Arten nicht selten deutlich länger werden.

Sehr hübsch werden derartige Versuche in solchen Fällen, wo etwa eine *Psammobia* sich im Sande vergraben hat und einen Sipho 1—2 cm weit senkrecht nach oben herausstreckt, so daß dieser im durchfallenden Lichte bequem beobachtet werden kann. Man sieht dann, während ein Mitarbeiter das Bassin langsam seitlich verschiebt, den Sipho im Gelbgrün am kürzesten, im Blau und Violett deutlich länger, im Orange und Rot am längsten werden.

Von zahlreichen Versuchen, bei welchen die geschilderte Verschiedenheit der Wirkung gelber, gelbgrüner und blaugrüner Strahlen besonders schön in Erscheinung tritt, erwähne ich folgenden: Man findet nicht selten die beiden Siphonen einer *Psammobia* ziemlich weit voneinander entfernt nach oben aus der Schale ragen; jeder Sipho ist in seinen Bewegungen unabhängig vom andern, bei isolierter Bestrahlung des einen mit einem feinen Lichtkegel zieht dieser sich mehr oder weniger zurück, während der andere unbewegt bleibt. Verschob ich nun in einem Spektrum von passender Breite und Lichtstärke das Bassin mit einem derartigen Tiere vom Rot aus so, daß Sipho I im Gelbgrün war, wenn Sipho II eben ins Rotgelb bis Gelb kam, so zog sich I lebhaft zusammen, während II fast ganz unbewegt blieb; das Umgekehrte erfolgte, wenn ich das Bassin vom kurzwelligen Ende gegen das Grün verschob, so das Sipho II im Grün oder gelblichen Grün stand, während I noch im Blaugrün war: jetzt wurde Sipho II stark, Sipho I weniger eingezogen.

Eine Reihe von messenden Versuchen stellte ich in der Weise an, daß ich die Lichtstärke des gelblichen Grün mittels Episkotisters so weit abschwächte, bis die Reaktion des Sipho bei Bestrahlung mit diesem abgeschwächten Lichte ungefähr ebenso groß war, wie bei Bestrahlung mit dem ungeschwächten Gelb, Blau usw. Ich erhielt so eine Art von Gleichungen für die Reizwerte verschiedenfarbiger Lichter. Aus einem Versuche mit *Pholas dactylus* ergab sich z. B., daß die Reaktion im Gelb von 575 $\mu\mu$ ungefähr $= \frac{1}{2,6}$ von der im gelblichen Grün von 525 $\mu\mu$, jene im grünlichen Blau von 500—490 $\mu\mu$ un-

Digitized by Google

gefähr halb so groß wie jene im gelblichen Grün und die im Blau von 470 $\mu\mu$ noch etwas kleiner war.

Auch diese Befunde konnte ich bis zu einem gewissen Grade photographisch festhalten. Nebenstehende Abbildung mag eine Vorstellung von den relativen Verschiedenheiten der Länge der Siphonen in verschiedenen spektralen Lichtern geben. Die drei Figuren r, gr und b stammen von einer *Psammobia*, die ich im Rot, im Grün und im Blau des Spektrums aufnahm. Der Sipho hat sich im Grün am stärksten verkürzt, im Blau ist er länger, doch aber noch deutlich kürzer als im Rot.

r gr b

Fig. 12. Blitzlichtaufnahmen von *Psammobia* in verschiedenen Lichtern des Spektrums (vgl. Text).

In anderen Versuchsreihen suchte ich den Umfang der adaptativen Empfindlichkeitsänderungen der Siphonen messend zu bestimmen. Die Bedeutung, die dieser erste Nachweis einer optischen Adaptation bei Fehlen von Augen, Stäbchen und Sehpurpur (s. u.) auch für unsere Auffassung der entsprechenden physiologischen Vorgänge im Menschenauge haben muß, mag es rechtfertigen, wenn ich eine hierher gehörige Versuchsreihe etwas ausführlicher mitteile.

Die folgenden Versuche wurden an einer *Psammobia* angestellt, die während einiger Stunden ihren Platz nicht änderte und deren Siphonen so an der Bassinwand lagen, daß sie bequem in stets gleicher Weise belichtet werden konnten. Das Bassin mit dem Tiere blieb während des ganzen Versuches unberührt an der gleichen Stelle vor dem Ausschnitte in der vorderen Wand des vorerwähnten Tunnels. Zwischen Bassin und Ausschnitt befand sich ein großer mattschwarzer Karton, der, wenn belichtet werden sollte, jeweils für 2—3 Sekunden weggezogen wurde. Die ersten Versuche wurden am helladaptierten Tiere vorgenommen. Zu dem Zwecke brachte ich über dem Bassin, ca. 30 cm von der *Psammobia* entfernt, eine 25-kerzige Mattglasbirne zum Glühen. Das Tier zog zunächst seine Siphonen ein; nach einer Belichtung von 1—2 Minuten waren sie wieder länger geworden. Nachdem ich in der angegebenen Weise die Muschel eine Viertelstunde lang bestrahlt und darauf die Birne über dem Bassin abgedreht hatte, entzündete ich die 50-kerzige Birne im Tunnel. Zwischen je zwei Beobachtungen wurde diese, während das Bassin wieder durch den schwarzen Karton verdeckt war, verschoben und jedesmal eine Pause von etwa $^1/_2$ Minute gemacht.

Aus meinen Messungen geht hervor, daß die Lichtempfindlichkeit der helladaptierten Muscheln unmittelbar nach Beginn der Verdunklung verhältnismäßig rasch beträchtlich zunimmt, so daß ich sie schon

Digitized by Google

nach $2^1/_2$ Minuten angenähert hundertmal größer fand, als zu Beginn der Dunkeladaptation. Weiterhin nahm sie weniger rasch zu; nach ca. 30 Minuten Dunkeladaptation war sie um das ca. Zehnfache größer als $2^1/_2$ Minuten nach Beginn der Dunkeladaptation, also etwa 1000mal größer als beim hell- bzw. momentan dunkeladaptierten Tiere. Diese Zahlen machen gewiß nicht auf allgemeine Gültigkeit Anspruch, haben aber als Beispiel für den Umfang der adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit bei einem normalen augenlosen Tiere wohl einiges Interesse. Auch bei *Solen* und bei *Pholas* konnte ich durch derartige Messungen eine adaptative Steigerung der Lichtempfindlichkeit, zum Teile um das Vielhundertfache, nachweisen.

Bei Beurteilung der angeführten Werte ist folgendes zu berücksichtigen. Nach den bisher vorliegenden Untersuchungen wird angenommen, daß die ganze Oberfläche der Siphonen angenähert gleichmäßig für Licht empfindlich sei. Ist diese Annahme richtig, so können bei etwas eingezogenem Sipho weniger empfindliche Elemente vom Lichte getroffen werden als bei ausgestrecktem, ähnlich so, wie etwa am Menschenauge bei durch Lichteinfall bereits verengter Pupille weniger Licht zur Netzhaut gelangen kann als bei weiter. So wenig aber die umfangreichen adaptativen Aenderungen im Menschenauge allein auf Wechsel der Pupillenweite zurückzuführen sind, so wenig können, wie eine einfache Ueberlegung zeigt, die adaptativen Vorgänge bei unseren Muscheln allein auf Verschiedenheit der Größe der jeweils dem Lichte zugängigen Siphopartien bezogen werden. Wenn es gelingen sollte, bestimmte lichtempfindliche Zellen in den fraglichen Siphonen nachzuweisen, so werden die vorstehenden Erwägungen unverändert zu Recht bestehen, falls solche Elemente etwa angenähert gleichmäßig über den Sipho verbreitet gefunden werden; sollte dies nicht der Fall sein, so müssen unsere Ueberlegungen eine entsprechende kleine Aenderung erfahren.

Die Wahrnehmung von Aenderungen in der Färbung bei Dunkelaufenthalt (etwa durch Ansammlung von Sehpurpur) wäre bei den weißlichen, unpigmentierten Siphonen von *Psammobia* am ehesten möglich; ich brachte daher einige Psammobien für eine halbe Stunde ins Helle, andere ebenso lange ins Dunkle. Von letzteren wurden darauf die Siphonen bei dunkelrotem Lichte möglichst rasch präpariert und mit jenen der hell gehaltenen Tiere bei gedämpftem, eben zur Beobachtung genügendem Lichte verglichen. Ich konnte hier keine Farbunterschiede zwischen den Hell- und Dunkelsiphonen wahrnehmen. Auch sonst habe ich an den von mir untersuchten Muschelarten nach längerem Dunkelaufenthalte bisher nichts auf Sehpurpur Deutendes finden können.

Ueber Lichtempfindlichkeit (bzw. Schattenempfindlichkeit) bei Muscheln lagen bisher folgende Beobachtungen vor. RYDER fand (1883) zuerst, daß die Auster auf plötzliche Beschattung mit Einziehen der Tentakel und Schließen ihrer Schalen antwortet. Aehnliche Angaben machte PATTEN (1886); sie wurden von RAWITZ (1888) nachdrücklich bestritten, aber von NAGEL (1896) in den wesentlichen Punkten bestätigt. Bedingung zum Gelingen ist, daß die Tiere längere Zeit ungestört waren; ist dies der Fall, so klappen bei plötzlicher Beschattung „mit einem Male sämtliche Austern ihre Schalen zu". Bei *Unio pictorum* fand NAGEL die Reaktion weniger energisch und auch etwas unsicherer als bei der Auster. Weiter wurde Schattenempfindlichkeit für *Mactra solidissima*, *Solen vagina* und *Solen ensis* von SHARP (1883), für *Cardium edule* von DROST (1887) nachgewiesen. Für *Arca Noae*, die

Digitized by Google

bekanntlich eine große Zahl von Augen besitzt, gab PATTEN (1887) an, daß sie für geringe Aenderungen der Lichtintensität äußerst empfindlich sei und bei jedem Schatten, der auf sie fällt, die Schalen schließt. Wurde ein Bleistift mit größter Vorsicht in die Nähe der offenen Schale gebracht, so daß kein wahrnehmbarer Schatten auf das Tier fiel, so schloß sie die Schale plötzlich und ebenso energisch als wäre ein tiefer Schatten auf sie gefallen. Das gleiche fand er für *Ostrea*, *Mactra stultorum*, *Mactra solidissima*, *Pinna* und *Avicula*; diese haben aber nach ihm keine ausgesprochenen Angen, sondern nur große, flache, pigmentierte Gruben mit zahlreichen Ommatidien. SHARP untersuchte die Siphonen mikroskopisch und glaubte die mit bestimmten pigmentierten Zelllagen versehenen braunen Rinnen an der Tentakelbasis als Sehorgane ansehen zu können; seine Meinung wurde später von RAWITZ und von NAGEL nachdrücklich bekämpft.

NAGEL fand unter einer größeren Zahl von Muscheln nur drei unempfindlich gegen Licht wie gegen Schatten, *Loripes*, *Solecurtus* und *Cardita*. (Von letzterer ist es ihm fraglich, ob sie unter normaleren Verhältnissen, als jenen, unter welchen er sie untersuchte, sich auch ganz unempfindlich zeigen würde.) Besonders lichtempfindlich fand er *Psammobia vespertina*, bei der er zwischen Belichtung und Reaktion eine Latenzzeit von ca. 1 Sekunde fand, ferner *Venus verrucosa* und *Gallina*, nächst diesen *Cytherea* und *Cardium*, bei welchen die Latenzzeit „so kurz ist, daß sie kaum bemerkbar ist". Auch die asiphoniate Bohrmuschel *Lithodomus dactylus* fand er für Beschattung empfindlich und konnte hier die Erregbarkeit durch Wärme deutlich steigern.

Neben der Beschattungsreaktion konnte NAGEL bei fast allen diesen Muscheln auch Empfindlichkeit für Lichtstärkevermehrung wahrnehmen, so außer bei *Psammobia* auch bei *Solen* (*siliqua* und *ensis*). Nur auf Licht und nicht, oder nur ganz schwach, auf Schatten reagierten *Capsa fragilis* und *Lima hians*. Bei dieser letzteren, sehr lichtempfindlichen Art konnte man bisher keine Sehorgane nachweisen, während bei *Lima squamosa*, die bei Beschattung ihre Tentakeln einzieht, HESSE (1900) Sehorgane in Form sackförmiger Einstülpungen beschrieb, nicht unähnlich jenen bei *Patella*. *Lima inflata* ist augenlos und zeigt keinerlei Lichtreaktion.

Für *Venus* und *Cardium* gibt NAGEL an, daß hier die Schattenreaktion am meisten auffalle, „während die Lichtreaktion schon eine sorgfältige Beobachtung verlangt". Bei meinen Versuchen hatte Belichtung selbst mit mäßigen Lichtstärken lebhafte Reaktion der genannten beiden Muschelarten zur Folge. Diese und andere Verschiedenheiten der Befunde erklären sich vielleicht zum Teile daraus, daß der Adaptationszustand, der, wie ich zeigen konnte, von großem Einfluß auf den Grad der Lichtreaktion ist, von keinem der früheren Untersucher berücksichtigt wurde. An den großen, pigmentierten Siphonen der Wellhornschnecke (*Buccinum undulatum*) konnte ich keinerlei Lichtwirkung nachweisen.

Eine eigentümliche Abhängigkeit der Art der Lichtreaktionen von äußeren Umständen erwähnt MITSUKURI (1901). Er fand *Littorina*, während sie bei Flut unter Wasser war, negativ, dagegen positiv, wenn sie bei Ebbe der Luft ausgesetzt war. Aehnliche Angaben macht BOHN (1905 und 1907, zitiert nach MAST) für *Littorina*, *Hedista diversicolor*, *Actinia equina*. BOHNS Angabe, daß dieser periodische Wechsel der Art der Reaktionen auch im Aquarium (also ohne Ebbe und Flut) einige Tage fortdaure, konnte MAST (1911) bei Wiederholung solcher Versuche nicht bestätigen. *Littorina rudis* bewegt sich nach BOHN (1909) auf eine schwarze Fläche zu, bei Wirkung zweier schwarzer Flächen bewegt sie sich nach einer zwischen beiden gelegenen Stelle.

Die bisher mitgeteilten Angaben früherer Beobachter beziehen sich so gut wie ausschließlich auf Reizung mit gemischtem, ange-

Digitized by Google

nähert farblosem Lichte. Versuche mit farbigen Reizlichtern waren nur an zwei Muschelarten vorgenommen worden, von R. DUBOIS (1892) an *Pholas dactylus* und von NAGEL (1896) an *Psammobia vespertina*. NAGEL gibt selbst an, nur mit „etwas primitiven" Hilfsmitteln beobachtet zu haben: Licht, das durch ein Rubinglas gegangen war, hatte keinerlei Wirkung, dagegen wirkte solches, das durch einen mit Kupferammoniumsulfat gefüllten Trog gegangen war, noch in hohem Maße reizend auf die Siphonen. Er schloß daraus, daß hier „die Strahlen vom stärker brechbaren, violetten Ende des Spektrums, die chemisch wirksameren Strahlen, die stärkere Reizwirkung ausüben"; die blaue Flüssigkeit schwäche die Reizwirkung kaum ab, „eben deshalb, weil sie die chemisch wirksamen Strahlen durchläßt".

Nach meinen oben mitgeteilten Versuchen bedarf eine solche Auffassung nicht mehr besonderer Widerlegung.

Auch die einzigen früher mit homogenen Lichtern von DUBOIS an *Pholas* angestellten Versuche haben zu irrigen Ergebnissen und zu unhaltbaren Schlüssen über die Lichtempfindlichkeit jener Muscheln geführt.

R. DUBOIS stellte sich vor, daß das Licht bei *Pholas*, indem es auf die pigmentierten epithelialen Elemente fällt, Veränderungen hervorrufe, die zur Kontraktion der subepithelialen kontraktilen Fasern führen, in welche jene sich fortsetzen. Er bezeichnet diese Elemente als „système avertisseur". Die nervösen Elemente der darunter gelegenen Schichten würden dadurch erschüttert („ébranlés") und diese nervöse Erschütterung werde zu den Ganglien an der Basis des Sipho geleitet; von ihnen gehe die Reflexerregung aus, die die ganze longitudinale Muskulatur zur Bewegung bringe. Es ist hier nicht der Platz, auf die DUBOISsche Hypothese einzugehen; für die uns beschäftigenden Fragen sind wesentlich folgende Angaben von Interesse, bei welchen die Reaktionen des Sipho graphisch registriert wurden (auch den vom Körper getrennten Sipho hat DUBOIS zu solchen Versuchen verwendet).

Das schwächste Licht, mit dem eben merkliche Kontraktion des *Pholas*-Sipho ausgelöst werden konnte, entsprach $^1/_{400}$ Kerze. (Auf den Einfluß der Adaptation wurde auch hier nicht geachtet.) Die Amplitude der vom verkürzten Sipho geschriebenen Kurve wurde im allgemeinen 10mal größer, wenn die Belichtungsstärke 100mal größer wurde. Aus Versuchen am Spektrum schloß DUBOIS, daß man Kontraktionen des Sipho mit allen homogenen Lichtern hervorzurufen vermöge, die unser Auge unterscheiden kann. „La pholade est donc impressionnée par les mêmes couleurs que nous." Er begeht also hier den gleichen Fehler, in den PAUL BERT bei Untersuchung der Daphnien verfallen war (s. d.). DUBOIS meinte weiter, die Empfindung der Lichtintensität hänge von der „Amplitude der dermatoptischen Kontraktion des système avertisseur" ab, während die Farbenempfindung „von der mehr oder weniger großen Schnelligkeit dieser Kontraktion" abhänge. Im Sonnenspektrum nehme das Maximum der Kontraktionsamplitude ab in der Reihenfolge: Gelb, Grün, Blau, Violett, Rot; bei Versuchen mit farbigen Gläsern (über deren Art keine näheren Angaben gemacht werden) und mit farblos weißem Lichte lag das Maximum der Kurve im weißen Lichte, danach folgte Grün, Gelb, Blau, Violett, Rot. —

Von weiteren Angaben über Lichtreaktionen bei Mollusken sind mir folgende bekannt geworden:

GRABER (1884) untersuchte von Schnecken *Planorbis corneus, Limnaeus stagnalis* und *Helix nemoralis* mit seiner Zweikammermethode; erstere fand er ausgesprochen „leukophil", sie zeigte ferner geringe Vorliebe für Blau gegen Rot. Das gleiche war, in noch höherem

Digitized by Google

Grade, bei der Schlammschnecke und anscheinend auch bei *Helix* der Fall. Nach Willem (1891) dagegen soll *Planorbis* und ein Teil der anderen Schnecken, wie *Limax*, *Helix aspersa* u. a. leukophob sein, *Helix nemoralis* und *pomatia* aber leukophil. Auch bei geblendeten Pulmonaten glaubte er „dermatoptische" Wahrnehmungen festgestellt zu haben; bei *Helix aspersa* seien diese ungefähr halb so lebhaft wie die der normalen Tiere.

Driesch (1890) fand bei Versuchen, die ähnlich wie die von Graber angestellt wurden, *Littorina rudis* bei Hell-Dunkelwahl „dunkelhold", bei Rot-Blauwahl „rothold" und bei einseitiger Rot- oder Blaubelichtung photophob.

Nach Nagel (1894) erschrickt *Helix (pomatia* oder *hortensis)* bei plötzlicher Beschattung, „was sich darin äußert, daß alle 4 Fühler eingezogen werden und der Kopf ein wenig zurückzuckt". Diese Bewegung erfolgt „noch fast ebenso deutlich und plötzlich, wenn man das Tier einige Zeit (Minuten, Stunden oder Tage) vor dem Versuche (durch Abschneiden der Fühlerenden) seiner Augen beraubt hat".

Frandsens (1901) Versuche an *Limax maximus* ergaben deutliche, aber individuell verschiedene Phototaxis, die bei hohen Lichtstärken durchschnittlich stark negativ war und deren Grad mit der Stärke des Lichtreizes abnahm, so daß bei einer gewissen Reizstärke keine Reaktion nachzuweisen war; wurde der Reiz noch geringer, so zeigte sich positive Phototaxis (ähnliches hat Adams für *Allolobophora* angegeben [s. d.]), und zwar war diese bis zu einer gewissen Reizlichtstärke herab immer ausgesprochener, danach nahm sie wieder bis zur völligen Dunkelheit ab; die Reaktionen werden wahrscheinlich durch das Auge vermittelt. Die rechte Seite des Körpers fand Frandsen weniger reizempfindlich als die linke. (Im Dunkeln sollen diese Tiere immer größer werdende Spiralbewegungen, doch dazwischen fast immer auch Schleifen machen. Einige machten jene nach rechts, andere, weniger zahlreiche, nach links.)

Endlich ist eine alte Angabe von Lacaze-Duthiers (1857) zu erwähnen, wonach *Dentalium elephantinum* bei Belichtung des Fußes diesen einzieht und sich bei Bestrahlung des ganzen Tieres in seine Schale zurückzieht.

E. Würmer.

Die ersten Angaben über Bewegungen des Regenwurmes (*Allolobophora*) bei Belichtung machten, soweit ich sehen kann, Configliachi und Rusconi (1819), später haben Hoffmeister (1845), Bridgman und Newman (1849), Darwin (1881), Graber (1884), Young (1892), Hesse (1897), in neuester Zeit Smith (1902), Adams (1903), Holmes (1905), Harper (1905), Cole (1907) die Lichtempfindlichkeit des Regenwurmes untersucht. Alle stimmen darin überein, daß er negativ phototropisch sei, nur Adams (1903) gibt an, er sei nur für Bogenlicht von 192—0,012 Meterkerzen negativ, dagegen für Bogenlicht von 0,0011 Meterkerzen positiv phototropisch; daß der Wurm zur Nachtzeit aus der Erde komme, beruhe auf diesem positiven Phototropismus für sehr schwache Reizlichter.

Darwin bestrahlte Regenwürmer des Nachts mit einer „Bulls eye"-Laterne mit Scheiben von dunkelblauem und rotem Glase, „die das Licht so stark abschwächten, daß sie nur mit ziemlicher Schwierigkeit gesehen werden konnten". Die Würmer wurden durch solches Licht nachts nicht affiziert, „seine Farbe brachte allem Anscheine nach keine Verschiedenheit im Resultat hervor". „Wenn das Licht nur

Digitized by Google

kurz mittels einer großen Linse auf das vordere Körperende konzentriert wurde, so zogen sie sich meist augenblicklich zurück. Doch hatte dieses konzentrierte Licht vielleicht einmal unter $^1/_2$ Dutzend Versuchen keine Wirkung." „Da diese Tiere keine Augen haben, so müssen wir annehmen, daß das Licht durch ihre Haut durchtritt und in irgendeiner Weise ihre Hirnganglien reizt."

Graber fand in einem zur Hälfte belichteten, zur Hälfte dunkel gehaltenen Gefäße nach jedesmal einer Stunde die große Mehrzahl der Regenwürmer in der dunklen Hälfte angesammelt. Ward der Behälter zur einen Hälfte mit rotem, zur anderen mit blauem Glaslichte bestrahlt, so ging die Mehrzahl der Tiere ins Rot; bei verschiedenen farbigen Lichtern war „der Reaktionsunterschied um so größer, je weiter die verglichenen Farben (im Spektrum) auseinander lagen". War eine Hälfte des Behälters mit einem „Dunkelweiß mit Ultraviolett" bestrahlt, die andere Hälfte mit „Hellweiß ohne Ultraviolett", so gingen fast alle Würmer in das ultraviolettlose Weiß, obschon dieses uns heller erschien (s. u.). Graber meint danach, die große „Blauscheu" des Regenwurms bei den vorher beschriebenen Rot-Blau-Versuchen habe ihren Grund vornehmlich in dem dem angewendeten Blau beigemengten Ultraviolett. Meine unten mitzuteilenden Versuche erweisen die Irrigkeit dieser Angaben.

Da nach Hoffmeister und Darwin die große Lichtempfindlichkeit der Regenwürmer nur auf das cerebrale Vorderende beschränkt sein sollte, schnitt Graber das Vorderende von Würmern (in der Regel in einer Länge von 7 mm) ab und wiederholte seine Versuche, mit dem einzigen Unterschiede, daß er die Tiere jetzt 4—12 Stunden in den Versuchskästen ließ und dann zählte. Er fand auch jetzt fast immer wesentlich mehr Würmer in der dunklen als in der hellen Hälfte und schloß daraus, „daß sich die Lichtempfindlichkeit der Regenwürmer auf die ganze Haut erstreckt, also nicht ausschließlich an die vorderen Ganglien gebunden ist". Da solche Tiere auch die rot bestrahlte Hälfte der blauen vorziehen, glaubte Graber, „daß auch die Farbenempfindlichkeit der ganzen Haut eigentümlich ist". Er nahm an, daß hier die Lichtempfindung allgemein durch die Haut vermittelt werde, und sprach demgemäß von „photodermatischen Empfindungen".

Auch Young fand später die Würmer an ihrer ganzen Körperoberfläche lichtempfindlich. Mast (1911) meint, die Orientierung bei *Allolobophora* stehe vollständig unter der Kontrolle der ersten 5 oder 6 Segmente, doch sei wahrscheinlich die ganze Oberfläche empfindlich für Licht.

Nach Parker und Arkin erwies sich (1901) bei den von ihnen untersuchten Regenwürmern die richtende Wirkung des Lichtes auf das vordere Drittel viel stärker als auf das mittlere, bei Belichtung des hinteren Drittels schwand sie fast ganz; weitaus am stärksten wirkte Belichtung des ganzen Wurmes. Cole brachte Regenwürmer in die Mitte zwischen zwei gleich starke, aber verschieden große Lichtquellen und fand, daß sie sich diesen gegenüber indifferent verhielten (während z. B. *Vanessa* in gleichem Falle immer der größeren Lichtquelle zustrebte [s. o.]).

Hesse wies in der Epidermis von 10 verschiedenen Arten von Regenwürmern unter der Cuticula gelegene Zellen mit hellem Plasma nach, die einen eigentümlichen Binnenkörper enthalten und mit einer feinen Nervenfaser verbunden sind. Da er in ihnen Organe der Lichtempfindung vermutet, bezeichnet er sie als Sehzellen, jene Binnenkörper in ihnen als „Phaosomen". Er fand sie am zahlreichsten in der Ober-

Digitized by Google

lippe, viel spärlicher in den folgenden Segmenten, wieder etwas zahlreicher am Schwanzende; in Uebereinstimmung damit fand er die Würmer, die er in langen, mit verschieblichen schwarzen Hülsen versehenen Glasröhren untersuchte, auch bei Zerschneidungsversuchen am ganzen Körper lichtempfindlich, und zwar am stärksten am Kopfe; entsprechend dem Schwanzende zeigte sich ein zweites, weniger hohes Maximum.

Nach diesen Beobachtungen Hesses erscheint die Annahme von „dermatoptischen" Empfindungen beim Regenwurme nicht mehr unerläßlich, ist es doch nach den bisher vorliegenden Befunden wohl möglich, daß die Lichtwahrnehmung nicht gleichmäßig durch die ganze Haut vermittelt wird, sondern nur durch jene primitiven Lichtsinnesorgane.

Der Wert der oben erwähnten, insbesondere der vergleichenden Angaben über die verschiedene Empfindlichkeit verschiedener Körperteile wird wieder wesentlich dadurch beeinträchtigt, daß auch bei diesen Versuchen auf den Adaptationszustand der Tiere bisher nie Rücksicht genommen worden ist.

Smith (1902), Holmes (1905) und Harper (1905) untersuchten genauer die Art, in der sich die Würmer bei Belichtung bewegen, und heben die suchenden Bewegungen hervor, die jenen ähnlich sind, welche Jennings als „trial and error" beschreibt. Für *Perichaete* erwähnt Harper, daß bei starkem Lichte der Wurm sich von der Lichtquelle wegwende, bei schwachem aber seien die „Versuchsbewegungen" (trial movements) gut zu erkennen.

Ich selbst habe Beobachtungen mit farbigem und mit ultraviolettem Lichte bei Regenwürmern in der folgenden Weise vorgenommen: Vor einer passend aufgestellten Bogenlampe war zunächst ein rubinrotes Glas (Rotfilter), dicht neben diesem leicht verschieblich ein Blaufilter so angebracht, daß die Tiere, die auf einer feuchten Glasplatte krochen, rasch und ohne Zwischenbelichtung abwechselnd mit dem roten und mit dem blauen Lichte bestrahlt werden konnten; in zahlreichen Versuchen ergab sich übereinstimmend, daß plötzliche Bestrahlung des Vorderendes längere Zeit dunkel gehaltener Tiere selbst mit für uns sehr hell rotem Lichte meist keine Wirkung hatte. Sobald aber das blaue Glas vorgeschoben wurde, zogen von den Tieren, deren Vorderende gerade in den blauen Lichtkegel zu liegen kam, viele dieses rasch und zum Teile lebhaft zurück. Bei Uebergang von Blau zu Rot zeigte kein Tier Retraktionsbewegungen. Diese starke Wirkung des Blau gegenüber dem Rot war auch dann sehr ausgesprochen, wenn ersteres unserem helladaptierten Auge beträchtlich dunkler erschien als das Rot. Das Zurückzucken der Tiere bei Erscheinen des Blau ist in den ersten Versuchen nach Dunkelaufenthalt immer am lebhaftesten, bei Wiederholung derselben in der Regel viel schwächer. Wird nach der Blaubelichtung das blaue Glas weggezogen, so daß nun das farblose, helle Licht der Bogenlampe auf die Tiere fällt, so erfolgt in der Regel nach kurzer Latenzzeit eine neue, ziemlich starke Reaktion. Wird nun sofort wieder mit Rot und danach mit Blau belichtet, so ist in der Regel das Blau ganz oder fast ganz ohne Wirkung.

Die verhältnismäßig geringe und anscheinend individuell verschiedene Erregbarkeit auch gleichmäßig dunkeladaptierter Regenwürmer machte genauere Untersuchungen am Spektrum unmöglich. Immerhin konnte ich mehrfach feststellen, daß Regenwürmer bei Bestrahlung mit für uns hellem spektralen Rot keine Reaktion zeigten, dagegen bei Uebergang in das Grün des gleichen Spektrums sich

Digitized by Google

mehr oder weniger lebhaft zurückzogen; bei weiterem Uebergange vom Grün zum Blau sah ich keine weitere Retraktion erfolgen.

Bei den hier geschilderten Versuchen lagen die Tiere auf einer großen feuchten Glasplatte, die ich so hielt, daß der eben zu untersuchende Wurm in seiner ganzen Länge von einem bestimmten homogenen, z. B. roten Lichte bestrahlt wurde; dann verschob ich die Platte so, daß das ganze Tier ins Gelb bzw. Grün oder Blau des Spektrums kam. Andere Würmer legte ich senkrecht zur Richtung der ersten, so daß z. B. ihr Körper im Ultrarot, ihr Kopf im Rot lag und letzterer bei Verschieben der Platte ins Gelb bzw. Grün etc. kam.

Daß es sich bei den hier besprochenen Reaktionen nicht um eine „Farbenempfindlichkeit", „Blauscheu" bzw. „Rotvorliebe" (GRABER) des Regenwurmes handelt, bedarf nach allen meinen früheren Darlegungen keiner erneuten Betonung. Auch für diese Würmer sind die relativen Reizwerte der verschiedenen farbigen Lichter anscheinend ähnlich (oder gleich) den relativen Helligkeitswerten für die anderen von mir untersuchten Wirbellosen und für das total farbenblinde Menschenauge; ihre scheinbare „Blauscheu" entspricht der Neigung, von zwei für sie verschieden hellen Räumen den weniger hellen aufzusuchen; sicher ist diese „Blauscheu" nicht, wie GRABER meinte, auf dem Blau beigemischtes Ultraviolett zu beziehen (s. u.).

Auch Versuche, die ich über adaptative Empfindlichkeitsänderungen beim Regenwurme anstellte, stießen auf Schwierigkeiten, weil die Erregbarkeit der Tiere anscheinend individuell verschieden und weil auch die Bestimmung der Grenze, bei der eben merkliches Zurückziehen erfolgt, hier viel schwieriger ist, als z. B. bei siphoniaten Muscheln. Doch konnte ich mich wiederholt überzeugen, daß Würmer, die längere Zeit im Hellen gestanden hatten, unmittelbar nach Eintritt ins Dunkelzimmer verhältnismäßig schwach oder gar nicht reagierten bei Bestrahlung mit einem Lichte, das bei lange dunkel gehaltenen Würmern meist lebhaftes Zurückziehen zur Folge hatte. Auch die vorher beschriebenen Versuche mit Rot- und Blaubelichtung lassen den Einfluß der Adaptation erkennen. Also auch hier ist eine deutliche Zunahme der Lichtempfindlichkeit durch Dunkelaufenthalt einwandfrei nachweisbar; auf genauere Bestimmung ihres Umfanges mußte ich aus den angeführten Gründen verzichten.

Bei vielen Versuchen mit farbigen Glaslichtern benutzte ich statt des Blaufilters das dunkle, für Ultraviolett durchlässige Blauuviolglas; auch hier zogen sich bei Uebergang von Rot zu Blau die Würmer rasch zusammen, gleichgültig ob ich das Blauuviolglas allein vorschob, oder zugleich noch die Schwerstflintplatte, durch welche die ultravioletten Strahlen größtenteils ausgeschaltet wurden (vgl. p. 653). Niemals reagierten die Würmer, wenn ich sie zunächst mit ultraviolettarmem Blau (= Blauuviol + Schwerstflintglas) bestrahlte und dann durch rasches Wegziehen der Schwerstflintplatte der Wirkung der ultravioletten Strahlen aussetzte.

Auch bei solchen Versuchen, wo ich die Würmer plötzlich mit dem angenähert farblosen Lichte der Bogenlampe bestrahlte, war die Wirkung keine merklich andere, wenn die ultravioletten Strahlen durch Vorhalten der Schwerstflintglasplatte großenteils ausgeschaltet waren, als bei voller Wirkung des Bogenlichtes.

Da meine Befunde den oben erwähnten GRABERS widersprachen, stellte ich noch weitere Versuche in ähnlicher Weise an, wie es früher

Digitized by Google

GRABER getan hatte: Ich brachte 10—20 frische Würmer in ein rechteckiges, 10 × 20 cm großes Gefäß aus mattschwarzem Blech mit etwa 1 cm hohen Rändern. Wurde eine seitliche Hälfte des Gefäßes mit einem schwarzen Karton bedeckt, die andere unbedeckt gelassen, so waren genügend frische Tiere meist schon nach wenigen Minuten größtenteils unter dem Karton angesammelt. War die eine Hälfte mit für uns hellrotem, die andere mit für uns dunkelblauem Glase bedeckt, so sammelten sich bald die meisten unter dem Rot. Während also hier meine Ergebnisse den GRABERschen entsprechen, ist dies nicht der Fall bei den Versuchen mit ultraviolettem Lichte: Hatte ich über die eine Hälfte des Behälters eine gewöhnliche Glasplatte gedeckt oder sie ganz unbedeckt gelassen, über die andere die für ultraviolette Strahlen fast undurchlässige, angenähert farblose Schwerstflintglasplatte, so verteilten die Tiere sich im ganzen Behälter gleichmäßig und sammelten sich nicht unter der Schwerstflintplatte. Wurde eine Hälfte mit der für Ultraviolett in hohem Grade durchlässigen, für uns schön blauen Blauuviolplatte bedeckt, die andere mit der Schwerstflintplatte, so gingen die Tiere bald unter die für uns dunklere Blauuviolplatte usf. Bei keinem von allen meinen Versuchen konnte ich eine Wirkung des ultravioletten Lichtes auf den Regenwurm wahrnehmen. Damit soll selbstverständlich nicht gesagt sein, daß ultraviolettes Licht für den Regenwurm überhaupt unwirksam sei. Wissen wir doch aus schönen Untersuchungen von HERTEL (1906), daß Bestrahlung des freigelegten Bauchstranges des Regenwurmes mit Licht von 280 $\mu\mu$ zunächst deutliche Kontraktion der im Reizbezirke liegenden Elemente, weiterhin lebhafte Krümmungen des ganzen Tieres zur Folge hat, während Bestrahlung mit sichtbarem blauen oder gelben Lichte in derselben Intensität ohne Wirkung ist.

Im folgenden gebe ich eine kurze Zusammenstellung einiger weiterer Angaben über Lichtreaktionen bei verschiedenen Würmern.

GRABER untersuchte mit seiner Zweikammermethode den Pferdeegel (*Aulacostomum gulo*) und *Nephelis vulgaris*. Ersteren fand er lichtscheu und blauscheu, sowie ultravioletttscheu; bei letzterem war die Blauscheu noch größer als bei ersterem. COLE (1907) fand *Bipalium Kewense*, eine Planarie, die mit leichtem Hin- und Herwenden des Kopfes kriecht, äußerst empfindlich auch für sehr schwache Reizlichter, von welchen sie sich stets wegwendet.

Unter den marinen Polychäten fand DRIESCH (1890) *Polynoë* bei Hell-Dunkelwahl dunkelhold, bei Rot-Blauwahl rothold, bei einseitiger Blau- oder Rotbelichtung photophop.

LOEB untersuchte (1893) *Planaria torva* und bezeichnete sie als „unterschiedsempfindlich", da die Tiere nicht durch Licht gerichtet werden, aber sehr prompt auf Aenderungen der Intensität reagieren. Bei Abnahme der Lichtintensität kamen sie zur Ruhe, Erhöhung derselben erhöhte ihren Bewegungsdrang. WALTER untersuchte (1907) verschiedene Planarien eingehend mit Rücksicht auf die Art ihrer Orientierung; MAST (1911) studierte *Leptoplana tremellaris* und andere Polycladen. Sie reagierten alle positiv auf Licht und zeigten direkte Orientierung, ohne vorhergehende suchende Bewegungen.

PARKER und BURNETT (1900) fanden, daß augenlose Planarien in der gleichen Weise auf Licht reagieren, wie augentragende, indem sie sich vom Lichte fortbewegen; doch geschehe dies weniger präzis und oft in geringerem Umfange als bei den augentragenden Tieren; letztere bewegen sich auch viel schneller als erstere.

Digitized by Google

(Die von LOEB vorgeschlagene Aufstellung einer besonderen als „unterschiedsempfindliche Tiere" bezeichneten Gruppe halte ich für wenig glücklich und zu Verwirrung führend, denn auch die „heliotropischen" Tiere sind selbstverständlich sämtlich „unterschiedsempfindlich"; wird doch ihr ganzer „Heliotropismus" erst eben dadurch möglich, daß sie für Helligkeitsunterschiede empfindlich sind; die von LOEB als „unterschiedsempfindlich" bezeichneten Tiere sind also in dieser Hinsicht in keiner Weise von den von ihm als heliotropisch bezeichneten verschieden; lediglich die Aeußerung ihrer Lichtreaktion ist hier eine etwas andere als dort.)

Mit LOEBs Angaben über *Planaria* stimmen jene von HESSE (1896) insofern nicht ganz überein, als letzterer erwähnt, daß die fraglichen Tricladen „erst bei Beginn der Dämmerung aus ihren Verstecken hervorkommen und auf dem Boden des Gefäßes herumzukriechen beginnen". Die Versuche HESSEs dagegen decken sich im wesentlichen mit jenen von LOEB: die Tiere kriechen in einem zur Hälfte belichteten, zur Hälfte verdunkelten Kasten bald nach der dunklen Hälfte, und zwar immer so, daß sie zunächst sich vom Lichte abwenden und zur Hinterwand des Kastens kriechen; „dort angekommen, folgen sie der Hinterwand, und zwar bisweilen nach der falschen Richtung, so daß sie eine Zeit umherirren, ehe sie den Weg ins Dunkle finden. Sobald sie den Schatten erreicht haben, bleiben viele sofort ruhig liegen, andere kriechen noch weiter in das Dunkel hinein". *Dendrocoelum lacteum* reagierte gegen das Licht stärker als *Euplanaria gonocephala* (letztere hat insofern höher organisierte Augen, als sie 5—6mal mehr Licht wahrnehmende Elemente besitzt.)

Von Interesse sind auch Versuche, in welchen HESSE bei *Euplanaria* das Vorderende mit den Augen abschnitt. Auch solche Tiere flohen das Licht, doch war solches viel weniger der Fall als bei den mit Augen versehenen. HESSE meint, es handle sich hier nicht um Wahrnehmung des Lichtes als solchen, sondern um eine durch chemische Vorgänge im Innern des Tieres hervorgerufene, ihnen unangenehme Lichtwirkung. (Ueber den von HESSE bei einigen Planarien gefundenen roten Farbstoff siehe unten p. 182.)

Weiter machte HESSE (1896) Versuche über die Lichtempfindlichkeit einiger limivoren Anneliden. Bei *Branchiomma vesiculosum* hatte schon CLAPARÈDE (1868) gesehen, daß bei kleinen Bewegungen der Hand oder des Kopfes das Tier sich in seine Röhre zurückzieht. HESSE wies nach, daß es sich dabei um eine Verdunklungsreaktion handelt, während plötzliche Belichtung hier ohne Wirkung ist. Nachdem er die Spitzen der Kiemen mit den Augen abgeschnitten hatte, reagierten solche Tiere meist nicht mehr auf Verdunklung. (In einem Falle reagierte ein geblendetes Tier noch auf Verdunklung; da sich ein zurückgebliebenes Kiemenauge nicht nachweisen ließ, vermutet er, daß die Reaktion hier auf Rechnung der Kopfaugen zu setzen sei.)

Auch bei *Serpula contortuplicata* ziehen sich bei leichter Verdunklung alle roten Kiemenkronen sofort für kurze Zeit zurück. Hier sind, im Gegensatze zu *Branchiomma*, keine Augen vorhanden, doch finden sich im Gehirn oder in dessen nächster Nachbarschaft Anhäufungen von Pigmentbechern, in deren jedem eine Zelle steckt („Becheraugen"). Der Versuch kann hier beliebig oft wiederholt werden, während *Bispira voluticornis*, die gleichfalls schattenempfindlich ist, bei öfterer Wiederholung nicht mehr reagiert.

Bei den beiden folgenden Arten, *Amphitrite* und *Arenicola*, sind Augen bisher nicht nachgewiesen. *Amphitrite rubra* und *A. variabilis* ziehen bei plötzlicher Belichtung die im Dunkeln ausgestreckten Kiemen nach einer Latenzzeit von etwa einer Sekunde ganz ein. *Arenicola Grubei* zieht bei Belichtung des Kopfendes dieses ähnlich wie Regenwürmer, nur etwas langsamer, zurück. Belichtung des Schwanzendes hat viel langsameres Einziehen desselben zur Folge.

MAST erwähnt für die mit kleinen Augenflecken versehenen Larven von *Arenicola cristata*, daß die freischwimmenden, um ihre Längsachse rotierenden Tiere auf

Digitized by Google

Licht positiv reagieren. Werden sie unter einem Deckglase so gehalten, daß sie nicht rotieren können, so wird bei einseitiger Belichtung der Kopf plötzlich gegen das Licht gedreht, unter Umständen so stark, daß der vordere Körperteil in rechtem Winkel zum Hinterende steht.

Für Bryozoen gibt GRABER an, daß einige, wie *Cristatella*, hellliebend, andere, wie *Paludicella*, dunkelliebend seien.

NAGEL (1896) fand *Spirographis Spallanzani* ausgesprochen schattenempfindlich; bei mäßiger Beschattung der längere Zeit ungestört gelassenen Tiere zogen viele sich sofort rasch in ihre Röhren zurück. LOEB (1890) fand, daß *Spirographis*, wenn sie längere Zeit von einer Seite her einfallendem Lichte ausgesetzt werden, alle ihre oralen Pole der Lichtquelle zukehren und ihre Röhren so lange krümmen, bis die Achse eines Kiemenkranzes in die Richtung der Lichtstrahlen fällt. Analoges zeigte *Serpula uncinata*.

Beim Blutegel konnte NAGEL keine Lichtreaktion nachweisen. HOLMES (1905) dagegen fand, daß dieser in wesentlich ähnlicher Weise, wie der Regenwurm auf Licht reagiert: bewegt sich das vordere Ende gegen eine stärkere Lichtquelle, so wird es rasch zurückgezogen und dann gewöhnlich wieder in einer anderen Richtung ausgestreckt. Ist das Licht weniger stark, so bewegt das Tier den Kopf mehrmals vorwärts und zurück und setzt ihn dann in der von der Lichtquelle abgekehrten Richtung nieder. Ist es von der Lichtquelle abgewendet, so kriecht es in angenähert gerader Linie von dieser weg.

GAMBLE und KEEBLE (1904) untersuchten die Lichtreaktionen bei *Convoluta roscoffensis*, einer grünen Turbellarie, bei der GEDDES schon früher (1879) positiven Phototropismus nachgewiesen hatte. Sie fanden, daß letzterer nur unter bestimmten Bedingungen eintritt; plötzliche Vermehrung der Lichtstärke ruft negativen Phototropismus hervor, der Untergrund kann phototropische Reaktionen hemmen. Beim Ausschlüpfen ist *Convoluta* nicht phototropisch, wird es aber schon nach wenigen Stunden. Wird ein Tier quer halbiert, so zeigt nur die vordere Hälfte Phototropismus. Dieser wird durch die grünen Strahlen hervorgerufen; die blauen Strahlen haben keine phototropische Wirkung, die violetten rufen schwachen negativen Phototropismus hervor.

MINKIEWICZ fand (1906) *Lineus ruber* (eine kleine Nemertine) „positiv erythrotropisch und gleichzeitig negativ ianthinotropisch (purpurotropisch)". Bei diffusem Dämmerlichte kroch das Tier auf ein rotes Glas, das vor den Behälter gehalten wurde, zu, von einem blauen Glase weg, bei stärkerer diffuser Belichtung (Tageslicht) kroch es auf ein gelbes Glas zu, von einem grünen Glase weg. Da bei diesen Versuchen auch durch die hintere, nicht verdeckte Wand des Behälters für das Tier Licht einfiel, sind dieselben hier nicht genügend verwertbar; es hat nach MINKIEWICZ' Angaben den Anschein, daß es sich einfach um ein „negativ phototropisches" Tier mit den Sehqualitäten eines total Farbenblinden handelt; habe ich doch mehrfach zeigen können, daß „negativ phototropische" Tiere, deren Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie die des total farbenblinden Menschen, bei Wahl zwischen verschiedenen farbigen Lichtern das Rot aufsuchen, das ja für solche Tiere nur sehr geringen Helligkeitswert besitzt.

MINKIEWICZ gibt weiter an, daß die fraglichen Tiere, in „mit 25—80 Teilen destillierten Wassers verdünntes Seewasser hineingelegt nach einiger Zeit, gewöhnlich am nächsten Tage, einen derartig veränderten Chromotropismus zeigen, daß die vorher positiv wirkenden Strahlen nunmehr eine negative Wirkung ausübten, und

Digitized by Google

umgekehrt, die Würmer werden ianthinotropisch (purpurotropisch) und wenden sich den früher gemiedenen violetten, blauen etc. Strahlen und Flächen zu, dagegen bleibt das Verhältnis zum Tageslicht unverändert „negativ". Nach einigen Tagen kehren die im verdünnten Seewasser sich befindenden Stücke zur früheren Norm zurück, die Inversion des Chromotropismus verschwindet; damit nicht genug, kann man wiederholt eine Inversion erzielen, wenn man die Würmer nach einiger Zeit in normales Wasser zurückversetzt". Auch bei diesen Versuchen ist der Adaptationszustand der Tiere nicht berücksichtigt, der, wie ich z. B. für Daphnien nachwies (s. d.), bei Krebsen für ihr Verhalten ausschlaggebend sein kann; für die Frage nach etwaigem Farbensinne der Nemertinen sind MINKIEWICZ' Versuche nicht zu verwerten.

F. Echinodermen.

Bei den Echinodermen wurde, soweit ich sehe, zuerst von ROMANES und EVERT (1881) für Seeigel, Holothurien und Seesterne Lichtempfindlichkeit nachgewiesen. GRABER (1885) und später DRIESCH (1889) fanden, daß kleine *Asteracanthion rubens* sich ziemlich rasch zum Hellen bewegen. Ersterer fand sie außerdem „ungemein rotscheu und ultravioletthold". Ich sah wiederholt, daß in einem zur Hälfte verdunkelten Gefäße genügend frische Seesterne schon nach weniger als 1 Minute sich im Hellen gesammelt hatten.

SARASIN (1887) fanden unter den Seeigeln *Diadema setosum* prompt auf Beschattung reagierend (die von ihnen dort für Augen gehaltenen Flecken erklärte CUÉNOT später für Drüsen).

Weiter sind hier die bekannten Untersuchungen v. UEXKÜLLS (1896) an *Centrostephanus longispinus* zu erwähnen; dieser wird nicht nur durch Licht in seiner Bewegungsrichtung beeinflußt, sondern reagiert auch auf Beschattung, indem er seine Stacheln nach der beschatteten Seite wendet.

Bei graphischer Verzeichnung ergab sich, daß die Latenzzeit auf Beschattungsreiz nicht unter $^1/_2$ Sekunde sinkt, während jene auf mechanischen Reiz $^1/_{10}$ Sekunde nur wenig übersteigt. Der Beschattungsreflex ist abhängig von der Erhaltung der innerlich gelegenen Radialnerven, während jener auf mechanischen Reiz auch an kleinsten Schalenstücken voll erhalten bleibt. Die anatomische Basis ist für den Licht- und Schattenreflex nicht die gleiche. (Auf v. UEXKÜLLS Theorie der fraglichen Erscheinungen kann hier nicht eingegangen werden.) Im Dunkeln entfärben sich die ganzen Tiere wie auch einzelne Schalenstückchen allseitig. Ueber den durch Alkohol ausziehbaren roten Farbstoff von *Sphaerechinus* s. p. 183.

WASHBURN (1908, vgl. MAST 1911) meinte, daß beim Seestern die Lichtreaktion von den an den Enden jeden Armes gelegenen Pigment- bzw. Augenpunkten abhängig sei, da ROMANES nach Entfernung der diese tragenden Armteile keine Reaktion mehr sah. Dagegen fand COWLES (zit. nach MAST) bei *Echinaster crassispina* normale Lichtreaktionen noch 3 Stunden, nachdem 1 cm vom Ende jeden Armes abgeschnitten war. Weiter sah COWLES, daß in normaler Lage befindliche positiv reagierende Seesterne ihre Füßchen nach dem Lichte zu, dagegen auf den Rücken gelegte stets vom Lichte weg kehren.

JENNINGS (1906) untersuchte die Bewegungen von *Asterias Forreri*, der immer vom Lichte weg wandert, ohne dabei den Körper zu drehen, während BOHN (1907, vgl. 1909) bei verschiedenen Arten eine gewisse Tendenz fand, bei Aenderung der Lichtrichtung den Körper

Digitized by Google

entsprechend zu drehen. Ich selbst sah, daß *Asteracanthion rubens* zum Lichte zu gehen pflegt, ohne den Körper zu drehen.

Für Holothurien gibt PEARSE (1908) an, daß sie sich vom Lichte fortbewegen.

Ueber Lichtempfindlichkeit bei Schwämmen fand ich nur eine Beobachtung von MARSHALL (1882) an Larven von *Reniera filigrana*, die ausgesprochen lichtscheu waren und sich stets an der vom Lichte abgewendeten Seite der Aquarien sammelten. Vermutungsweise bringt MARSHALL die Erscheinung mit dem von ihm genauer untersuchten Pigmentflecke am einen Körperpole in Zusammenhang und regt an, zu untersuchen, ob vielleicht bei nicht lucifugen Spongien solche Pigmentflecke fehlen.

G. Cölenteraten.

Für *Hydra*, bei der Sehorgane bisher nicht gefunden sind, hat schon TREMBLEY (1744) die Neigung, zum Lichte zu gehen, beschrieben. WILSON (1891) berichtet über länger fortgesetzte, sehr eingehende Beobachtungen, in welchen er *Hydra* (*fusca* und *viridis*) für mäßiges Licht positiv heliotropisch fand: Die Tiere sammelten sich allmählich an der Fensterseite ihres Behälters, während sie bei Steigerung der Intensität in den Schatten von Blättern gingen oder den Gefäßboden aufsuchten; doch trat dies erst bei verhältnismäßig hohen Lichtstärken auf, wie sie für die gewöhnlichen Verhältnisse im Aquarium ungünstig sind. *Hydra viridis* ging lebhafter zum Lichte als *fusca*, letztere ließ sich, nachdem sie längere Zeit an der Oberfläche geblieben war, langsam zu Boden sinken und bewegte sich dann allmählich wieder auf das Licht zu; ein solcher Zirkel (der von Wärmestrahlen nicht beeinflußt wird) dauert 1—2 Tage oder auch Wochen. WILSON meint, die Bewegungen der *Hydra* zum Lichte kämen dadurch zustande, daß die Tiere im Lichte die meiste Gelegenheit haben, Nahrung zu finden, da auch die ihre Nahrung bildenden Daphnien zum Lichte gehen.

In Bassins, deren dem Lichte zugekehrte Seite in verschiedene, mit blauem bzw. gelbem und farblosem Glase bedeckte Abschnitte geteilt war, während vor einem vierten ein dunkler Schirm stand, sammelte sich die Mehrzahl der Hydren (*fusca* wie auch *viridis*) stets nach wenigen Tagen unter dem Blau. In einem zur Hälfte dem Tageslichte ausgesetzten, zur Hälfte mit blauem Glase bedeckten Behälter gingen die Tiere in größerer Zahl unter das Blau. Auch in dem 3 Zoll breiten Spektrum eines Argandbrenners sammelten sie sich vorwiegend zwischen den Linien G und F, also im Blau, und eine kleine Strecke weit nach dem Grün zu; dem Grün gegenüber schien *Hydra* ebenso gleichgültig zu sein, wie gegenüber dem Rot und dem Dunkel. Purpur (durch wässerige Methylviolettlösung hergestellt) wirkte, soweit sich dies bestimmen ließ, ebenso anziehend wie Blau. Für Ultraviolett schienen die Hydren ebenso gleichgültig zu sein wie für Ultrarot.

Ich selbst habe Versuchsreihen mit Hydren begonnen, über die ich, da sie noch nicht abgeschlossen sind, hier nur in aller Kürze berichten will. Entgegen den Angaben von WILSON fand ich, daß in Parallelwandbassins, deren eine Hälfte ich mit blauem Glase bedeckt

Digitized by Google

hatte, die Hydren (*fusca* wie *viridis*) regelmäßig nach 1—2 Tagen sich in der Mehrzahl in der farblosen Hälfte angesammelt hatten, auch dann, wenn ich ein ziemlich hell blaues Glas benützte; nie fand ich eine Ansammlung unter dem blauen Glase.

Mit spektralen Lichtern konnte ich bisher erst 3 Versuchsreihen anstellen, bei welchen die Tiere in ihrem Parallelwandbassin an 5—6 aufeinanderfolgenden Tagen während jedesmal 8 Stunden im Dunkelzimmer den Strahlen eines ca. 20 cm breiten Nernstlichtspektrums ausgesetzt, in der Zwischenzeit völlig dunkel gehalten wurden. Um die Verteilung der Tiere beurteilen zu können, fand ich es am zweckmäßigsten, vor Beginn der ersten Bestrahlung sowie nach jedem Bestrahlungstage Blitzlichtaufnahmen des Bassins zu machen, an welchem auf einem schmalen weißen Kartonstreifen die Gegend des äußersten Rot, sowie die des reinen Gelb, Grün und Blau verzeichnet war; die Tiere erschienen auf den Aufnahmen als kleine Pünktchen, der Einfluß der fortgesetzten Bestrahlung auf ihre Verteilung war an den Bildern bequem zu verfolgen. In einem Falle fand ich nach der Bestrahlung (*H. viridis*) im Gelbgrün und Grün fast gar keine Hydren, im Rot einige wenige, im Blau und Violett bis zum Ende des Spektrum waren sie, angenähert gleichmäßig verteilt, in großer Zahl vorhanden. In zwei anderen Versuchsreihen (je eine mit *H. viridis* und *fusca*) war schon am Ende des zweiten Bestrahlungstages deutliche Ansammlung der Tiere im Gelb und Grün erfolgt, im Blau und im Rot sah man wesentlich weniger Tiere als im Grün. Ich hoffe bald über weitere Versuche berichten zu können. —

Ueber die Art der Bewegungen der Hydren zum Lichte macht Mast (1911) unter anderem folgende Angaben: In völliger Dunkelheit scheinen die Bewegungen der Tiere gehemmt zu werden. Bei sub- und bei supraoptimalen Lichtstärken sind die Tiere beweglicher als bei den optimalen; neben den positiv phototropischen finden sich auch solche, die sich vom Lichte fortbewegen. Im positiven Zustande erreicht *Hydra* eine Stellung, bei der das Vorderende in suchenden Bewegungen sich zum Lichte wendet; in dieser Stellung bleibt sie länger als in allen anderen und beginnt gewöhnlich nur von einer solchen aus ihre Wanderungen. Die Art der Orientierung der Tiere gegen Licht ist in charakteristischer Weise von jener gegen den elektrischen Strom verschieden. Für ihre Orientierung kann weder die Symmetrie ihres Körpers, noch der Einfallswinkel der Strahlen, noch die Richtung der Strahlen durch den Körper, noch lokale Antwort auf lokalen Reiz von besonderer Bedeutung sein.

Der positive Phototropismus der Planulae von *Eudendrium* wurde von Loeb (1895, vgl. 1906), von Hargitt (1904) und von Mast, von letzterem insbesondere mit Rücksicht auf die Art der Orientierung untersucht. Die Tiere kriechen, ähnlich wie Planarien, sehr langsam vorwärts, auf Wechsel der Belichtungsrichtung reagieren alle fast momentan mit einer entsprechenden Bewegung. Auch nach Umwandlung in die festsitzende Form neigt sich letztere, wie zuerst Loeb fand, dem Lichte zu, hinter einem blauen Schirme geschieht dies beinahe ebenso rasch, wie in gemischtem Lichte, hinter einem roten treten die heliotropischen Krümmungen gar nicht oder sehr langsam ein. Während Loeb danach meint, daß die heliotropischen Reaktionen dieser Tiere mit jenen der Pflanzen identisch seien, bemerkt Mast, diese Uebereinstimmung sei aller Wahrscheinlichkeit nach nur eine äußerst oberflächliche.

Die Versuche von Driesch (1889) über Heliotropismus bei Hydroidpolypen wurden an *Sertularella polyzonias* angestellt. Die Stolonen, die sich bei diesen

Digitized by Google

Polypen unter ungünstigen Verhältnissen an Stelle der normalen Person entwickeln, waren zuerst positiv, nach Erzeugung ihrer Töchterstolonen negativ heliotropisch, nur der erste Stolo wendete sich von Anfang an vom Lichte ab. Die Tochterstolonen entstanden an der dem Lichte zugewendeten Seite des mittleren Stolo.

Bei Seeanemonen wurde Lichtempfindlichkeit zuerst von BRONN (1859) und von FISCHER nachgewiesen. BRONN beobachtete bei *Cereanthus* und bei *Edwardsia* rasches Einziehen der Tentakel bei Belichtung, erstere war im hellen Sonnenlichte immer halb zusammengezogen und entfaltete die Tentakel nur im Schatten. FISCHER fand mehrere Actinienarten hochgradig lichtempfindlich (z. B. *Edwardsia lucifuga*).

NAGEL (1894) bestätigte BRONNs Angaben für *Cereanthus*, konnte aber bei *Actinia, Anemonia, Adamsia* keine Lichtempfindlichkeit nachweisen. RAPP (1829) fand bei *Veretillum*, JOURDAN (1880) bei *Paractis striata* Lichtempfindlichkeit. SARS sah die Larven von *Cyanea* sich hauptsächlich im belichteten Bassinteile sammeln. ROMANES (1876) fand normale *Sarsia* zum Lichte gehend, aber nicht mehr solche, welchen er die Marginalorgane weggeschnitten hatte. *Medusa aurita* fand GRABER (1885) weder gegen Helligkeit noch gegen Farbenunterschiede besonders empfindlich. YERKES (1902, 1903), der die Lichtreaktionen der Meduse *Gonionemus Murbachii* eingehender verfolgte, fand dieselben sehr verwickelt und zum Teile anscheinend paradox, offenbar in hohem Grade von den jeweiligen physiologischen Bedingungen abhängig. Die Tiere schwimmen, wenn sie zunächst eine Zeitlang ruhig gelassen und dann in die Nähe einer Lichtquelle gebracht werden, auf diese zu, danach aber zeigen sie Neigung, sich in den beschatteten Teilen zu sammeln; wenn man sie reizt, schwimmen sie zu einer Lichtquelle, der gegenüber sie in ungereiztem Zustande gleichgültig sind. Auf den gleichen Reiz reagieren verschiedene Tiere und ein und dasselbe Tier zu verschiedenen Zeiten verschieden. Viele Medusen zeigen keinerlei Lichtreaktion. MAST (1911) gibt an, daß *Bougainvillea superciliaris* genauer als irgendeine andere Meduse auf Licht reagiere, doch aber nicht genügend, um Schlüsse auf den Mechanismus ziehen zu können; sie schwimmen im allgemeinen in Zickzackbewegungen dem Lichte zu. Nach LOEB (1911) ruft bei *Polyorchis* (Meduse) plötzliche Verringerung der Lichtstärke Schwimmbewegungen hervor.

Nachdem HESSE bei einer Reihe bis dahin für augenlos gehaltener Tiere Sehorgane nachgewiesen hatte, zeigte sich die Neigung, auch sonst überall für die Aufnahme des Lichtreizes bestimmte spezifische Elemente für die Vermittlung von Lichtwirkungen zu fordern (BEER, 1900) und eine allgemeine Aufnahme der Strahlen, etwa von der Haut aus, in Abrede zu stellen. Demgegenüber zeigte HERTEL (1906), daß auch ohne besondere Zellen der Lichtreiz durch den Organismus aufgenommen werden kann, „falls man zur Belichtung Strahlen wählt, die von dem zu reizenden Gewebe sicher aufgenommen werden". Strahlen von 280 $\mu\mu$ hatten durch direkte Wirkung auf das Plasma einen starken Reiz auf alle von ihm untersuchten pflanzlichen und tierischen Organismen. Die Abnahme der Reizwirkung der Strahlen aus Spektralgebieten mit größeren Wellenlängen ist nach ihm lediglich Folge des verminderten Aufnahmevermögens dieser Strahlen durch die getroffenen Zellen; „nur bestimmte, gewissermaßen bevorzugte Zellen vermögen diese langwelligen Strahlen infolge ihrer chemisch-physikalischen Beschaffenheit zu absorbieren und darum auch zur Wirkung zu bringen, z. B. chlorophyllhaltige Pflanzenzellen und die Zellen der Netzhaut". Die Möglichkeit einer Vermittlung des Lichtreizes durch Pigment liegt nahe, da dieses wegen seiner starken Absorptionsfähig-

Digitized by Google

keit zu einer solchen Aufnahme besonders geeignet ist; HERTEL konnte eine derartige Uebertragung namentlich auch auf Nervensubstanz direkt nachweisen. Wenn gewiß die früher verbreitete Neigung, bei niederen Tieren gefundene Pigmentflecken ohne weiteres als Augen zu bezeichnen, zu Irrtümern Anlaß geben konnte, insofern Pigment kein unentbehrlicher Bestandteil des Sehorgans ist (vgl. die Sehorgane bei Lumbriciden, Hirudineen, Salpen), so wäre es doch andererseits, wie HERTEL mit Recht betont, wohl zu weit gegangen, mit BEER anzunehmen, daß allgemein das Pigment „selbst dort, wo es vorhanden ist, gerade nicht als wesentlicher Bestandteil der zunächst Licht rezipierenden Elemente, nicht als der Leister des Umsatzes von Lichtwellen in Nervenerregung aufgefaßt werden kann".

II. Einzellige.

Daß auch von den niedersten Lebewesen eine ansehnliche Zahl deutliche Lichtreaktionen zeigt, ist lange bekannt. ENGELMANN (1882) wies darauf hin, daß die Bewegungen niederster Organismen durch Licht auf wenigstens drei prinzipiell verschiedene Arten beeinflußt werden können. 1) Direkt vermittels Aenderung des Gaswechsels ohne nachweisbare Einmischung einer Empfindung; solches sei z. B. der Fall bei den meisten Diatomaceen und Oscillarineen, deren Bewegungen an die Anwesenheit von freiem Sauerstoff gebunden sind. Ihnen schließen sich im Prinzip die chlorophyllhaltigen Zellen mit beweglichem Protoplasma höherer Pflanzen an, z. B. *Vallisneria*. 2) Durch Aenderung der Empfindung des Atembedürfnisses infolge Aenderung des Gaswechsels, z. B. bei *Paramaecium bursaria* und *Stentor viridis*. 3) Durch Vermittlung eines vermutlich unserer Lichtempfindung entsprechenden spezifischen Prozesses. Auf diese letzte Weise reagieren z. B. *Euglena viridis, Colacium, Trachelomonas* u. a., bei welchen die Reaktion in hohem Grade von der Sauerstoffspannung unabhängig ist.

Unter den Amöben fand ENGELMANN (1879) die große Süßwasserform *Pelomyxa* lichtempfindlich; das im Dunkeln träge in langgestreckter Form dahinkriechende Tier zieht sich bei plötzlicher Belichtung zur Kugel zusammen; langsam stärker werdende Belichtung ist dagegen ohne nennenswerten Einfluß. Die Wirkung farbiger Lichter wurde nicht geprüft.

Aehnlich verhalten sich manche Myxomyceten. Nach BARANETZKY (1876) sind die Plasmodien von *Aethalium septicum* ausgeprägt negativ phototropisch; besonders wirksam fand er die blauen Strahlen, die gelben nicht. Er und HOFMEISTER sahen die Plasmodien im Dunkeln weiter und verzweigter, im Licht gedrungener werden. Weitere einschlägige Versuche verdanken wir STAHL (1884). STRASBURGER (1878) fand *Aethalium* auf Licht sehr geringer Intensität gestimmt und dieses aufsuchend. Bei Steigerung der Intensität zogen sich die Plasmodien in das Substrat zurück. DAVENPORT (1897) beobachtete, daß Amöben bei seitlich einfallendem Lichte von der Lichtquelle wegkriechen, ohne vorher suchende Bewegungen zu machen. RHUMBLER (1898) sah bei plötzlicher Belichtung von Amöben diese mit ihren Freßbewegungen aufhören, auch nach HARRINGTON und LEAMING (1900) hören Amöben auf, sich zu bewegen, wenn sie mit weißem oder

Digitized by Google

blauem Lichte bestrahlt werden; zwischen Blau und Violett fanden sie keinen Unterschied, während rotes unwirksam war.

In jüngster Zeit hat MAST (1911) die Wirkung gemischten und homogenen Lichtes auf Amöben unter dem Mikroskop genauer verfolgt. Er fand, daß die ausgestreckten Pseudopodien, wenn sie in ein stärker belichtetes Gebiet kommen, nicht von der Lichtquelle sich abwenden, sondern daß lediglich auf der stärker belichteten Seite keine neuen ausgestreckt werden; er hält es für wahrscheinlich, daß die Orientierung aller Rhizopoden durch lokale Reaktion auf einen lokalen Reiz erfolgt und auf Hemmung der stärker belichteten Teile beruht. Bei Versuchen mit spektralen Lichtern hatten die blauen Strahlen von 430—490 $\mu\mu$ eine sehr ausgesprochene, die violetten, grünen, gelben, orangefarbigen und roten Strahlen dagegen nur geringe Wirkung auf den Grad der Bewegung der Amöben. Auf die Richtung der Bewegung wirke offenbar in erster Linie das Blau (*Oscillaria* dagegen scheine in angenähert gleicher Weise durch alle sichtbaren Strahlen gereizt zu werden).

Für das von ihm entdeckte *Bacterium photometricum* zeigte ENGELMANN (1883), daß seine (von Sauerstoffbildung unabhängigen) Bewegungen überhaupt nur durch Licht erweckt werden und bei Lichtabschluß wieder erlöschen. Bei plötzlicher Verdunklung sieht man alle bis dahin ruhig schwimmenden Bakterien fast im nämlichen Moment eine Strecke weit zurückschießen, einige Augenblicke still stehen, dann ihre Bewegungen wieder aufnehmen. Diese „Schreckwirkung" bleibt bei allmählicher Lichtstärkeabnahme aus, ebenso bei plötzlicher Belichtungszunahme. Im Mikrospektrum wandert die Hauptmasse der Bakterien ins Ultrarot, wo sie sich auf einem schmalen, beiderseits scharf begrenzten Streifen konzentrieren, dessen Mitte etwa um 850 $\mu\mu$ liegt. Eine zweite, schwächere, aber gleichfalls nach dem Rot hin scharf begrenzte Ansammlung bildet sich gleichzeitig im Orange und Gelb zwischen 610 und 570 $\mu\mu$. Schwache Andeutung einer dritten Anhäufung war im Grün etwa zwischen 550 und 510 $\mu\mu$ aufgetreten; auch im Gelbgrün, Blau, selbst im Violett hielten sich einige Individuen länger, während das Rot von der äußersten Grenze des sichtbaren Spektrums bis ins Orange wie auch das äußerste Violett veröden. Die photokinetisch wirkenden Wellenlängen des sichtbaren Spektrums sind hier gerade auch diejenigen, welche vom Körper der Tiere am stärksten absorbiert werden. Wir haben also hier einen analogen Zusammenhang zwischen Absorption und physiologischer Wirkung, wie er für die Pflanzenassimilation durch die Bakterienmethode nachgewiesen worden war.

Unter den Infusorien sind insbesondere bei *Euglena* und *Stentor* die Reaktionen eingehender verfolgt. Bei ersteren ist das Schwimmen zum Lichte schon lange bekannt, STAHL (1884) zeigte, daß bei sehr hoher Intensität sie vom Lichte wegschwimmen. Die Lichtperzeption hat nach ENGELMANN (1882) ausschließlich am chlorophyllfreien vorderen Körperende ihren Sitz. Im Mikrospektrum häufen sie sich nur im sichtbaren Teile an, innerhalb desselben zeigen sie die Neigung, nach dem stärker brechbaren Ende zu gehen. Bei allmählicher Spaltverengerung konzentrieren sie sich im Blau, bei ziemlich geringer Lichtstärke und großer Reinheit des Spektrums nahezu ausschließlich in einem schmalen Streifen ungefähr an der Stelle der Linie F (d. i. zwischen 490 und 470 $\mu\mu$). Wird eine Stelle der

Digitized by Google

Flüssigkeit mit gemischtem Lichte stärker bestrahlt, so sammeln sie sich hier an und schwimmen innerhalb dieses Gebietes umher; sobald sie an den Rand der lichtstarken Stelle kommen, fahren sie mit einer „Schreckbewegung" zurück und kehren wieder in das stärker belichtete Feld zurück. JENNINGS (1904, 1906) analysierte die Bewegungen von *Euglena* und ihre Orientierung durch Licht; er betrachtet diese als eine indirekte, die der LOEBschen Tropismenlehre nicht entspreche. (Weitere Untersuchungen von TORREY [1907] gehören weniger in das Gebiet des Lichtsinnes.) Von den sehr sorgfältigen Beobachtungen von MAST (1911) sei hier folgendes wiedergegeben: Wirken zwei gleiche Lichtquellen auf positive Euglenen, so schwimmen diese im großen und ganzen auf einen ungefähr in der Mitte zwischen beiden Lichtquellen gelegenen Punkt, bei ungleicher Stärke beider Lichter auf einen der lichtstärkeren Quelle näher gelegenen. In der Art der Bewegungen der kriechenden Tiere zum Lichte sieht MAST eine Stütze für die JENNINGSsche Vorstellung, daß die Orientierung hier durch Auswahl unter verschiedenen Versuchsstellungen (trial positions) zustande komme. VERWORN (1899) beobachtete, daß *Pleuronema chrysalis* (ein farbloses ciliates Infusor) bei Belichtung mit gewöhnlichem Tageslichte lebhafte Sprungbewegungen ausführt. Bei Versuchen mit farbigen Gläsern wirkten die blauen und violetten Lichter am stärksten.

Bei *Stentor coeruleus* wiesen HOLT und LEE (1901) Ansammlung am dunklen Ende ihres Behälters nach. MAST (1906) fand bei Fortsetzung dieser Untersuchungen, daß die Tiere vom Lichte wegschwimmen durch motorische Reaktionen, die bei plötzlicher Belichtungszunahme unabhängig von den Beziehungen zwischen der Strahlenrichtung und der eben eingehaltenen Schwimmrichtung ausgelöst werden. Die Orientierung erfolge im wesentlichen durch suchende Bewegungen, wie bei *Euglena*. Das vordere Ende der Tiere ist empfindlicher für Licht als die anderen Körperteile.

Für Strahlen, die senkrecht zur Längsachse auf das Tier fallen, war die Reizschwelle = 1,2 MK, wurden die Tiere durch Licht gereizt, das das vordere Ende traf, so betrug die Reizschwelle 0,25 MK. Ein etwaiger Einfluß der Adaptation wurde nicht untersucht; es ist aber angegeben, daß die Reizschwelle bei unter gleichen Bedingungen befindlichen verschiedenen Tieren und bei den gleichen Tieren unter verschiedenen Bedingungen beträchtlich variiert. Die Tiere sollen sich rasch ans Licht „akklimatisieren", aber unter gewissen Bedingungen rascher als unter anderen. Die Wirkung farbiger Lichter wurde nicht geprüft. Wenn die Tiere sich festgesetzt hatten, reagierten sie bei stärkerer Belichtungszunahme durch Kontraktion, bei geringerer mit Schwingungen um ihre Anheftungsstelle. Die Reizschwelle schwankte bei solchen angehefteten Tieren innerhalb viel weiterer Grenzen als bei frei schwimmenden.

JENNINGS (1906), dem wir einen wertvollen Ueberblick über die Reaktionen niederster Organismen verdanken, betont, daß die Lichtreaktionen hier wie auch sonst bei Infusorien so erfolgen, wie jene auf andere Reize, nämlich nach der Methode der suchenden Bewegungen nach verschiedenen Richtungen, durch welche gegebenenfalls das besonders lichtempfindliche Vorderende bald stärker, bald schwächer belichtet wird, bis es in eine Stellung kommt, wo dies nicht mehr der Fall ist. —

Digitized by Google

Mit einigen Worten sei noch der bekannten Untersuchungen STRASBURGERS (1878) an Schwärmsporen (vornehmlich von *Ulothrix*, *Chaetomorpha*, *Ulva*, *Botrydium*) gedacht, deren Bewegungsrichtung durch das Licht beeinflußt wird und für die er daher die Bezeichnung „phototaktisch" einführte. Die Lichtwirkung ist nicht an einen bestimmten Farbstoff gebunden, denn auch farblose Schwärmer können wie gefärbte reagieren. Die auf Licht reagierenden bewegen sich entweder konstant nur in der Richtung der Lichtquelle, auch wenn die Lichtstärke in dieser Richtung abnimmt („aphotometrische" Schwärmer) oder dem Lichtabfalle folgend, in der Richtung steigender oder sinkender Intensität (photometrische Schw.). In anderer Richtung als derjenigen des Lichteinfalles ist eine Bewegung nicht möglich; auf letztere sind allein die blauen und indigofarbenen Strahlen von Einfluß, das Wirkungsmaximum liegt im Indigo. Die gelben und nächstverwandten Strahlen rufen in hinreichender Intensität zitternde Bewegungen gewisser phototaktischer Schwärmer hervor.

Durch steigende Temperatur werden nach STRASBURGER die Schwärmer im allgemeinen „lichtholder", durch sinkende „lichtscheuer" gemacht, in der Jugend erscheinen sie auf höhere Intensität gestimmt als im Alter. Die Lichtstimmung der Schwärmer wird im Dunkeln nicht verändert, sie bleiben dort bis zum Tode lichtempfindlich. Viele phototaktische Schwärmer zeigen bei plötzlichem Belichtungswechsel Nachwirkungen, indem sie die durch die vorausgegangenen Helligkeitsgrade induzierte Bewegungsrichtung noch eine kurze Weile beibehalten.

Neuere Untersuchungen über Schwärmsporen hat unter anderen MAST (1911) angestellt. Er fand, daß jene von *Oedogonium* sich immer von der Lichtquelle wegwenden, niemals auf sie zugehen; auch hier erfolge die Orientierung in ähnlicher Weise, wie er es für *Euglena* und *Stentor* (s. d.) gefunden hatte.

Trachelomonas hispida fand MAST auf schwaches Licht positiv, auf starkes negativ reagierend; auch hier erfolgte die Orientierung ähnlich, wie bei freischwimmenden Euglenen. Entsprechendes gelte auch für *Chlamydomonas alboviridis* und *Chlorogonium*. *Paramaecium* zeigte auch bei Bestrahlung mit stärkstem konzentrierten Sonnenlichte von 500 000 MK keinerlei Reaktion. Für freibewegliche Chlamydomonas gaben LOEB und MAXWELL (1910) an, sie sammelten sich wesentlich im grünen Bezirk des Spektrums an. *Pandorina* und *Euglena* gaben nach den Antoren „eine mehr diffuse Ansammlung im Grün und im Blau, und von einer überwiegenden Ansammlung in einem kleinen Bezirke im Grün war keine Rede". Das Maximum der Frequenzkurve war vielleicht auch hier im Grün, fiel aber nur langsam gegen das Blau hin ab. In einer späteren Darstellung (1911) schreibt LOEB: „Bei *Pandorina* und *Euglena* war die Frequenzkurve etwas höher im Blau als bei *Chlamydomonas*."

Bei den Kolonien bildenden Formen *Volvox globator* und den diesen ähnlichen *Pandorina* und *Eudorina* wird gleichfalls durch Licht die Richtung der eigentümlich rotierenden Bewegungen in charakteristischer Weise beeinflußt; die einschlägigen interessanten Verhältnisse hat MAST (1907) eingehend geschildert. Die Orientierung ist hier nicht, wie bei *Stentor*, *Euglena* und anderen Formen ein Ergebnis von „trial and error-" Reaktionen. *Volvox* ist im allgemeinen bei verhältnismäßig schwachem Lichte positiv, bei relativ starkem negativ phototropisch. Das Optimum ist nicht konstant; so fand MAST Ko-

Digitized by Google

lonien negativ bei Lichtstärken von 57 bis 5000 Meterkerzen. Aenderung der Lichtintensität kann Aenderung der Art der Reaktionen zur Folge haben, wobei die physiologischen Verhältnisse des Organismus sowie Dauer und Intensität der Lichtwirkung von Einfluß sind.

Im Hinblicke auf die Frage nach der angeblichen Identität des tierischen mit dem pflanzlichen Heliotropismus sind auch folgende Daten über das Verhalten von *Phycomyces* von Interesse. Loeb und Maxwell gaben ursprünglich an, daß die Fruchtträger von *Phycomyces* sich im grünen Teile des Spektrums direkt gegen die Lichtquelle krümmen (Umschau, Februar 1911), und Loeb sah in diesen Versuchen eine Stütze für die damals von ihm vertretene Meinung, daß für gewisse Pflanzen, wie für gewisse Tiere, der grüne Teil des Spektrums der heliotropisch wirksamste sei. Nachdem ich darauf aufmerksam gemacht hatte, daß Blaauw (1909) nach sehr sorgfältigen Versuchen für *Phycomyces* angibt: „Die Empfindlichkeit erreicht im Blau ihr Maximum" (bei 495 $\mu\mu$), änderte Loeb seine frühere Angabe dahin, daß die Fruchtträger von *Phycomyces* „im Grün und Blaugrün sich geradeaus zur Lichtquelle" krümmen. Trotzdem fügt er die unrichtige Angabe hinzu: „die Orientierung der Fruchtträger im Spektrum war so, als ob die einzelnen Individuen die Trajektorien bildeten, welche die Richtung der Progressivbewegung freischwimmender positiv heliotropischer Tiere für jeden Teil des Spektrums andeuten".

Tatsächlich sind bisher noch nie augentragende Tiere beobachtet worden, die sich im Grün und Blaugrün des Spektrums sammelten, und noch nie Pflanzen, bei welchen der Heliotropismus im Gelbgrün bis Grün am stärksten gewesen wäre.

Nach sämtlichen bisher vorliegenden Spektrumversuchen bestehen also tatsächliche[1]) Verschiedenheiten des Verhaltens zwischen den fraglichen Tieren und Pflanzen hinsichtlich des Maximums der relativen Reizwerte; jeder Versuch, von einer „Identität" beider Vorgänge zu sprechen, wird demgegenüber hinfällig.

Seine bekannte Annahme, daß „die Abhängigkeit der tierischen und pflanzlichen Bewegungen vom Lichte Punkt für Punkt die gleiche" sei, hatte Loeb einzig darauf gegründet, daß hinter Schirmen von rotem und blauem Glase Tiere und Pflanzen ähnliches Verhalten zeigten. Daß und warum ein solcher Schluß unzulässig ist, bedarf für unsere Leser keiner erneuten Begründung. Nachdem ich in meinen Arbeiten immer wieder die Notwendigkeit betont hatte, Untersuchungen über die relative Wirkung farbiger Lichter am Spektrum vorzunehmen, schließt Loeb sich jetzt auch hier meiner Darstellung an, indem er anerkennt, daß „erst spektroskopische Versuche entscheiden, welches Licht am wirksamsten ist".

Rückblick.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, wie weit verbreitet und wie mannigfaltig die Reaktionen auf Licht in der Tierreihe sind[2]).

1) Wenn Loeb schreibt, „man kann also nicht gut behaupten, wie das Hess tut, daß Tiere und Pflanzen heliotropisch prinzipiell verschieden seien", so brauche ich wohl nicht zu versichern, daß ich niemals eine solche ganz unverständliche Aeußerung getan habe.

2) Loebs Meinung, „daß die pflanzenfressenden Tierlarven oder Tiere mehr Neigung zu positivem Heliotropismus zeigen, als die fleischfressenden", entspricht nicht den Tatsachen.

Digitized by Google

Die interessanteste unter den Aufgaben, welche uns hier entgegentreten, ist die Ermittlung der Abhängigkeit dieser Reaktionen von der Wellenlänge des Lichtes.

Es war bisher nicht versucht worden, diesen Fragen nach dem Lichtsinne in der Tierreihe durch vergleichende Untersuchungen vom Standpunkte der wissenschaftlichen Farbenlehre näherzutreten. Wenn von früheren Bemühungen zur Lösung einzelner einschlägiger Aufgaben keine zum Ziele führte, so ist dies einerseits in der Unzulänglichkeit der bisher benützten technischen Hilfsmittel und Methoden, andererseits darin begründet, daß man die Untersuchungen über Farbensinn bei Tieren fast ausnahmslos ohne Kenntnis der Farbenphysiologie in Angriff nahm. So sahen wir z. B., wie immer wieder die Beobachter zu irrigen Schlüssen geführt wurden, die sich auf Untersuchungen mit farbigen Gläsern beschränkten; wir konnten zeigen, wie häufig man auch noch in den letzten Jahren auf Farbensinn bei Tieren schloß aus Beobachtungen, die für den mit der Farbenlehre Vertrauten viel mehr gegen als für das Vorhandensein eines Farbensinnes bei der untersuchten Tierart sprechen; verhalten sich doch viele jener angeblich mit vorzüglichem Farbensinne ausgerüsteten Arten bei allen Untersuchungen ganz so, wie Tiere mit den Sehqualitäten eines total farbenblinden Menschen sich verhalten müssen.

Mit den von mir entwickelten Methoden ist es möglich geworden, die Frage nach dem Lichtsinne der Tiere durch vergleichende Untersuchungen aus einheitlichen Gesichtspunkten der Lösung näher zu bringen und zum ersten Male bestimmte Beziehungen zwischen der Art des Lichtsinnes der verschiedenen Tiere und jener des Menschen festzustellen.

Auf Grund meiner Beobachtungen, die sich bisher auf Vertreter aller Wirbeltierklassen und über 20 Arten von Wirbellosen erstrecken, lassen sich sämtliche untersuchten Tierarten hinsichtlich ihres Lichtsinnes in zwei große Gruppen teilen: Die erste umfaßt Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger, die zweite die Fische und alle bisher von mir untersuchten Wirbellosen. Die der ersten Gruppe angehörenden Tiere verhielten sich bei allen unseren Versuchen so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie jene des normalen Menschen. Die der zweiten angehörenden Tiere, also die Fische und Wirbellosen, verhielten sich so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind, wie jene des total farbenblinden Menschen.

Für die der zweiten Gruppe angehörenden Tiere stimmen die Kurven der relativen Reizwerte der verschiedenen homogenen Lichter annähernd oder genau überein mit der Helligkeitskurve für den total farbenblinden Menschen bei jeder Lichtstärke und für den dunkeladaptierten normalen Menschen bei entsprechend schwachem Reizlichte. Während bisher die Meinung herrschend war, der Farbensinn zeige in der Tierreihe weite Verbreitung, lehren meine Untersuchungen, daß ein dem unsrigen vergleichbarer Farbensinn auf die luftlebenden Wirbeltiere beschränkt, das Vorkommen eines solchen bei allen anderen bisher untersuchten Tieren dagegen auszuschließen ist.

Zum Nachweise dieser Tatsachen dienten mir verschiedene Me-

Digitized by Google

thoden: das Studium der zum Hellen gehenden Tiere im Spektrum brachte bei vielen Wirbellosen und bei jungen Fischen wertvolle Ergebnisse, die ich z. B. für Daphnien durch Untersuchung der Augenbewegungen bei Bestrahlung mit farbigen Lichtern, für Stechmücken durch ihr Verhalten gegenüber farbigen Papierflächen bestätigen und erweitern konnte. Die Prüfung der Pupillenreaktion erwies sich insbesondere bei Untersuchung der Cephalopoden von großem Werte, bei Vögeln konnte sie zur Bestätigung und Erweiterung der von mir auf anderem Wege erhaltenen Ergebnisse herangezogen werden. Die durch Bestrahlung mit verschiedenen farbigen Lichtern ausgelösten fluchtartigen Bewegungen gaben uns über den Lichtsinn bei *Amphioxus*, die durch Lichtstärkenverminderung veranlaßten Bewegungen über den bei *Culex*-Larven und bei *Balanus*, die Retraktionsbewegungen bei Belichtung der Siphonen über jenen bei augenlosen Muscheln wichtige Aufschlüsse. Die Fütterung in mit farbigen Lichtern durchstrahlten Behältern und die Methode der Attrappen auf andersfarbigem Grunde führten bei Fischen zur Bestätigung und Erweiterung der auf anderen Wegen erhaltenen Befunde. In der weitgehenden, überraschenden Uebereinstimmung der mit ganz verschiedenen Methoden erhaltenen Ergebnisse dürfen wir wohl einen erfreulichen Beweis für die Zuverlässigkeit und Genauigkeit unserer Befunde sehen.

Loebs Tropismenhypothese ist durch diese wie auch durch die anderen in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten neuen Tatsachen endgültig widerlegt.

Bisher war keine Tatsache bekannt, die als genügende Stütze für die Annahme einer der menschlichen irgendwie vergleichbaren Helligkeitswahrnehmung bei den in Rede stehenden Wirbellosen angesehen werden konnte. War doch J. Loeb durch seine Versuche zu der Meinung geführt worden, daß „die Tendenz der Insekten und anderer Tiere, sich zur Lichtquelle zu bewegen, nicht ein Ausdruck einer Vorliebe für Licht ist, sondern nur eine mechanische Lichtwirkung von derselben Art, wie die Krümmung heliotropischer Stengel gegen die Lichtquelle".

Es genüge hier die Anführung dreier Punkte, in welchen Loebs Auffassung den Tatsachen widerspricht: In seinen früheren Darstellungen (auch noch in jener von 1906) vertrat Loeb die Meinung, „daß das Licht die Tiere zwingt, ihren Kopf der Lichtquelle zuzuwenden und dann in dieser Richtung sich fortzubewegen, wobei sie natürlich sich zur Lichtquelle hinbewegen müssen"; sie sollten sich im wesentlichen bewegen, „als ob sie am Lichtstrahl aufgespießt wären". (Nachdem ich die Unhaltbarkeit seiner Auffassung dargetan hatte, schreibt er in seiner neuesten Darstellung [1911], die Tiere benähmen sich so, „als ob das Licht sie zwänge, den Kopf der Lichtquelle zuzuwenden".)

Bei meinen Versuchen ließen die Tiere ein solches Verhalten nicht erkennen: die kleinen Muschelkrebse z. B. (vgl. p. 81), die im Dunkeln am Boden ihres Behälters hin- und herschwimmen, bleiben am Boden, auch wenn das spektrale Licht von oben einfällt, sie eilen jetzt angenähert senkrecht zur Richtung der einfallenden Strahlen von beiden Enden ihres Behälters zum Gelbgrün und Grün des Spektrums. Die Daphnien, Podopsis, Atylus und die *Loligo*-Larven schwimmen in ihren Bassins, durch deren Seitenwände die spektralen Lichter fallen, senkrecht zur Richtung der Strahlen und sammeln sich im Gelbgrün

Digitized by Google

und Grün, ganz anders, als ob das Licht sie zwänge, den Kopf der Lichtquelle zuzuwenden. Auch die von mir untersuchten Fliegen und Mücken, Käfer und Raupen bewegen sich in ihren von homogenen Lichtern durchstrahlten Behältern nicht, als ob sie am Lichtstrahle aufgespießt wären, sondern so, wie total farbenblinde Menschen sich bewegen würden, die, unter entsprechende Bedingungen gebracht, stets zu den für sie hellsten Stellen im Spektrum strebten.

Loebs Versuch, seine Anschauungen unter mißverständlicher Verwertung einer von mir gegebenen Darstellung über die Zerstreuung kleiner Lichtmengen in Wasser besser mit den Tatsachen in Einklang zu bringen, kann als physikalisch unhaltbar hier übergangen werden.

Einen ähnlichen Fehler wie Loeb begeht Mast (1911) in einem kurzen Referat über eine meiner Arbeiten, indem er schreibt, ich hätte „in keinem Falle die Möglichkeit einer Orientierung zur Richtung der Strahlen eliminiert. In dem Experiment z. B., wo Tiere, die einem ganzen Spektrum ausgesetzt sind, direkt nach einer bestimmten Region wandern, ist es klar, daß das Licht, das aus dieser Region reflektiert wird, der entscheidende Faktor bei ihren Bewegungen sein kann". Nach allen meinen früheren Darlegungen brauche ich die Unhaltbarkeit einer solchen Behauptung nicht mehr ausführlicher darzutun. Es genüge der Hinweis darauf, daß die von bestimmten Wasser- oder gar Luftpartikelchen reflektierten Lichtmengen gegenüber den das Auge direkt treffenden verschwindend gering sind; wollte man aber (was schon physikalisch unzulässig ist) solchem reflektierten Lichte eine ausgesprochene Wirkung auf die Orientierung zuschreiben, so müßten, da diese reflektierten Strahlen ja aus ganz verschiedenen Richtungen zu den Augen der Tiere gelangen, die Körper der letzteren dementsprechend nach ganz verschiedenen Richtungen orientiert werden. Durch eine solche Annahme wäre also jene Orientierungshypothese gleichfalls erledigt.

Als weitere Stütze für seine Auffassung führte Loeb die Beobachtung an, daß die Tiere, die infolge jenes „Zwanges" sich zur Lichtquelle bewegen, dies auch dann tun sollten, wenn sie dabei aus dem Hellen ins Dunkle gelangen. Die Analyse des fraglichen Versuches (s. p. 34) hat aber gezeigt, daß auch ihm ein physikalischer Irrtum zugrunde liegt und er schon deshalb für Loebs Theorie nicht verwertbar ist.

Weiter ist für Loebs Hypothese wesentlich seine Annahme, „daß die Bewegungen der Tiere zum Lichte im großen und ganzen dieselbe Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes zeigen, wie die heliotropischen Krümmungen der Pflanzenstengel zum Lichte". Diese Annahme hatte Loeb lediglich auf Versuche mit roten und blauen Glaslichtern gestützt; die Ergebnisse schienen mit den von Sachs bei Pflanzen erhaltenen in Einklang zu stehen, die den Ausgangspunkt für Loebs Betrachtungen gebildet hatten. Durch Wiederholung und Bestätigung meiner Spektrumversuche an Daphnien überzeugte Loeb sich später (1910) von der Irrigkeit seiner Annahme, daß bei der Orientierung der fraglichen Tiere zum Lichte die stärker brechbaren Strahlen ausschließlich oder doch stärker wirksam sein sollten, als die schwächer brechbaren.

An seiner Hypothese von der Identität des tierischen und pflanzlichen Heliotropismus hält Loeb trotzdem noch fest; er meint (Umschau 1911), auch bei Unter-

Digitized by Google

suchung der Pflanzen habe man den gleichen Fehler begangen, vorwiegend mit farbigen Gläsern zu arbeiten. Er findet bei Untersuchung einer beweglichen Alge (*Chlamydomonas*) nach der von mir für Daphnien vorgeschlagenen Methode Ansammlung derselben „wesentlich im Grün". Loeb irrt, wenn er meint, die „wenigen Experimente", die bisher über Heliotropismus der Pflanzen nicht mit farbigen Gläsern, sondern mit spektralen Lichtern angestellt worden seien, hätten nur ziemlich unbestimmte Ergebnisse gehabt. Durch Zusammenstellung der von 1844 bis 1909 mitgeteilten Beobachtungen mit spektralen Lichtern [1]) durch Gardner (1844), Dutrochet (1844), Guillemin (1858), Wiesner (1878), Strasburger (1878) und Blaauw (1909) zeigte ich (1911), daß sämtliche früheren Spektrumversuche an verschiedenen Pflanzen übereinstimmend für Grün nur geringe oder überhaupt nicht nachweisbare heliotropische Wirkung ergaben und daß das Maximum der heliotropischen Wirkung bei den Pflanzen im allgemeinen weiter, zum Teile wesentlich weiter nach dem kurzwelligen Ende liegt, als das Maximum der Helligkeitswirkung für sämtliche von mir untersuchten Tiere. Alle diese Tatsachen stehen in Widerspruch mit der neuen Fassung der Loebschen Anschauungen von der Identität des tierischen mit dem pflanzlichen Heliotropismus. Trotz dieser Feststellungen wiederholt Loeb auch neuerdings wieder die unrichtige Angabe, die Botaniker hätten sich bei ihren heliotropischen Versuchen meist mit der Anwendung farbiger Schirme begnügt.

Die Auffassung, daß die Verteilung der in Rede stehenden, zum Hellen gehenden Tiere im Spektrum durch eine Helligkeitswahrnehmung bestimmt wird, entspricht sämtlichen bisher gefundenen Tatsachen. Auch die interessanten, umfangreichen adaptativen Aenderungen der Lichtempfindlichkeit, die ich bei unseren Tieren zum ersten Male nachweisen und messend bestimmen konnte, stehen gut in Einklang mit einer solchen Betrachtungsweise.

Es dürfte zweckmäßig sein, die neue Auffassung, die sich aus den von mir gefundenen Tatsachen ergibt, auch in entsprechenden Bezeichnungen zum Ausdrucke zu bringen. Die der Botanik entlehnte Bezeichnung „Heliotropismus" für die Bewegungen der zum Hellen gehenden Tiere erscheint irreführend, nachdem festgestellt ist, daß diese Erscheinungen bei Tieren und bei Pflanzen voneinander tatsächlich verschieden sind. Die Bezeichnung „Phototropismus", die aus einer Zeit stammt, wo man das Verhalten der Tiere vorwiegend gegenüber der Wirkung gemischten, angenähert farblosen (Tages- oder Lampen-) Lichtes prüfte, erscheint heute nicht mehr erschöpfend, zum Teile unklar: im Spektrum ist überall Licht, ebenso auch hinter roten wie hinter blauen Gläsern, und es kommt in der Bezeichnung Phototropismus nicht zum Ausdrucke, warum die Tiere aus dem einen Lichte in das andere gehen.

Es ist bekanntlich eines der Verdienste Ewald Herings, zuerst auf die Notwendigkeit einer strengen Scheidung zwischen „Helligkeit" und „Lichtstärke" hingewiesen zu haben [2]). Nachdem meine Versuche gezeigt haben, daß das Wesentliche, die Bewegungsrichtung der Tiere Bestimmende nicht sowohl die objektive Licht-

1) Die ausführlichen Daten habe ich an anderer Stelle (Pflügers Archiv Bd. 137) aufgeführt.

2) Vgl. z. B. Herings Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn (1905), p. 4: „Da Helligkeit ebenso wie Dunkelheit eine Eigenschaft der Farben und nicht der Strahlungen oder der wirklichen Dinge ist, so werde ich auch nicht, wie man noch vielfach tut, die Intensität oder Energie der Strahlungen als Helligkeit bezeichnen, sondern ganz ausschließlich nur den Farben, als den Sehqualitäten Helligkeit oder Dunkelheit zuschreiben; wenn ich aber von Lichtstärke spreche, hierunter ganz ausschließlich die Energie der Strahlung verstehen" usw.

Digitized by Google

stärke, als vielmehr die von den Tieren wahrgenommene Helligkeit ist, sollte man auch nicht von Bewegungen der Tiere zum Lichte oder zur Sonne, sondern von solchen zu dem für sie Hellen sprechen. So könnte man etwa von „lamprotropen" Tieren sprechen, wenn man sich darüber verständigt, als λαμπρός nur das Helle als Sehqualität im Sinne der HERINGschen Darstellung (nicht aber eine intensive Strahlung) zu bezeichnen. Der Ausdruck besagt dann sofort, daß ein lamprotropes Tier im Spektrum zum Gelbgrün bis Grün geht, weil es hier für das Tier am hellsten ist. Die bisher „negativ phototrop" genannten Tiere könnte man entsprechend als „skototrop" (σκότος, das Dunkel) bezeichnen, wenn man den Ausdruck wieder dahin versteht, daß die Tiere nach dem für sie Dunklen gehen. (Ursprünglich dienen freilich die beiden griechischen Worte sowohl der Bezeichnung der mehr oder weniger großen Lichtstärke als jener der wahrgenommenen Helligkeit, da eben das Bedürfnis zu einer begrifflichen bzw. sprachlichen Trennung damals nicht vorlag.)

Im Hinblicke auf gelegentlich geäußerte Bedenken, von Helligkeitswahrnehmungen bei den fraglichen Tieren zu sprechen, „als ob diese mit menschlichen Empfindungen ausgestattet seien" (LOEB), mögen folgende Erwägungen Platz finden. Wenn der Affe das Spektrum am langwelligen und am kurzwelligen Ende merklich genau so weit sieht wie wir, wenn sein dunkeladaptiertes Auge im lichtschwachen Spektrum die ausgestreuten Futterkörner nur noch da wahrnimmt, wo sie auch unserem dunkeladaptierten Auge nur eben noch sichtbar sind (vgl. p. 6), so halten wir es wohl mit Recht für wahrscheinlich, daß beim Affen die Helligkeitswahrnehmung eine ähnliche oder die gleiche ist wie bei uns. Bei den Amphibien begegnen wir im wesentlichen ähnlichen Verhältnissen. Die bei den Reptilien und Vögeln gefundenen, hauptsächlich in einer Verkürzung des kurzwelligen Spektrumendes zum Ausdrucke kommenden Eigentümlichkeiten entsprechen der Vorlagerung farbiger Oelkugeln vor den optischen Empfangsapparat: Die Tiere verhielten sich bei allen meinen Versuchen etwa so, wie ein durch orangefarbige Gläser sehender normaler Mensch.

Die hier in Betracht kommenden Unterschiede zwischen dem Verhalten der Fische und jenem der übrigen Wirbeltiere entsprechen in allen bis jetzt festgestellten Beziehungen den Unterschieden zwischen der Helligkeitswahrnehmung eines total farbenblinden und der eines normalen, helladaptierten Menschenauges. Für die bisher untersuchten, Augen besitzenden Wirbellosen konnten wir in ihrem Verhalten gegenüber verschiedenfarbigen Lichtern in allen hier wesentlichen Punkten weitgehende Uebereinstimmung mit dem der Fische nachweisen.

Danach ist wohl die Annahme die wahrscheinlichste, daß auch die vom Lichte in der nervösen Substanz ihres Sehorganes ausgelösten physischen Regungen und ihre psychischen Korrelate bei diesen Wirbellosen ähnliche oder die gleichen sind, wie bei den Fischen und beim total farbenblinden Menschen. Jedenfalls entsprechen sämtliche bisher von mir gefundenen Tatsachen einer solchen Annahme.

LOEB wendet sich, wie wir eben sahen, nachdrücklich gegen den Versuch, die Lichtreaktionen bei Tieren zu den Lichtwahrnehmungen im Sehorgan der höheren Säuger in Beziehung zu bringen, trägt aber kein Bedenken, die fraglichen Vorgänge bei Tieren mit jenen bei Pflanzen (trotz der von mir nachgewiesenen tatsächlichen Verschiedenheiten zwischen beiden) zu identifizieren.

Digitized by Google

Mir scheint es näherliegend, da, wo Sehorgane vorhanden sind, anzunehmen, daß den im wesentlichen ähnlichen Organen auch im wesentlichen ähnliche Funktionen zukommen dürften. Nach Feststellung des charakteristischen Verhaltens der Sehorgane gegenüber verschieden farbigen Lichtern bei den in Rede stehenden Tieren ist es wohl natürlicher und förderlicher, die fraglichen Vorgänge dem Verständnisse näher zu bringen, indem man an die ähnliche oder gleiche Eigentümlichkeiten zeigenden und uns wenigstens einigermaßen bekannten Vorgänge im menschlichen Sehorgan anknüpft, als sie, in Widerspruch zu einwandfrei festgestellten Tatsachen, mit den so viel weniger bekannten Vorgängen im Pflanzenreiche zu identifizieren.

Auf die Frage, ob die von mir gefundenen Tatsachen nicht doch auch mit der Annahme irgend einer Art von Farbensinn bei Fischen und Wirbellosen vereinbar sein könnten, ist folgendes zu sagen: Ein bei ihnen etwa vorhandener Farbensinn müßte jedenfalls von ganz anderer Art sein, als der unsere, und so, daß wir uns keine Vorstellung von ihm machen können; denn es wäre ein solcher Farbensinn anzunehmen, bei dem die Helligkeiten aller von den Tieren farbig gesehenen Lichter dennoch für sie annähernd oder genau die gleichen wären, wie für den total farbenblinden Menschen; wie unwahrscheinlich eine derartige Annahme wäre, bedarf keiner Betonung. Wollte man aber etwa annehmen, die fraglichen Tiere nähmen zwar auch die von uns gesehenen Farben wahr, aber viel weniger „gesättigt" (graulicher), als wir, so müßte man eine so außerordentlich geringe Sättigung annehmen, daß die von den Tieren wahrgenommenen Farben auf deren farblosen Helligkeitswert keinen nachweislichen Einfluß hätten. Wir wissen aber, von wie großem Einflusse auch bei geringer Sättigung die farbige Valenz einer Strahlung auf die wahrgenommene Helligkeit ist. Der Versuch, den Beweis für einen Farbensinn bei Insekten etc. aus den Blumenfarben herzuleiten, muß, wie wir oben sahen, schon deshalb vergeblich sein, weil man dabei einen dem unsrigen bis zu einem gewissen Grade vergleichbaren Farbensinn voraussetzt, ein solcher aber nach meinen Untersuchungen bei den fraglichen Tieren ausgeschlossen ist.

Wichtiger und interessanter als das Fehlen eines dem unsrigen vergleichbaren Farbensinnes bei Fischen und Wirbellosen erscheint die von mir nachgewiesene Uebereinstimmung der relativen Reizwerte der verschiedenen spektralen Lichter für alle diese Tiere mit den Helligkeitswerten für unser dunkeladaptiertes Auge; denn durch die Feststellung dieser Tatsache wird es zum ersten Male möglich, eine Vorstellung von der Helligkeitswahrnehmung jener Tiere zu bekommen.

Meine Anschauungen geben aber nicht nur für das tatsächlich gefundene Verhalten der untersuchten Tiere eine erschöpfende Erklärung, sondern gestatten auch zum ersten Male, das unter bestimmten experimentellen Bedingungen zu erwartende vorauszusagen: Für viele der von mir untersuchten, auf genügend kleine Lichtstärkenunterschiede sichtbar reagierenden Arten läßt sich ihr Verhalten z. B. gegenüber 2 beliebig gewählten farbigen Reizlichtern im voraus angeben: es genügt dazu die Kenntnis der Helligkeitswerte der letzteren für das unter entsprechenden Bedingungen sehende total farbenblinde Menschenauge. Wir bedürfen nicht mehr jener unklaren und wissenschaftlicher Behandlung unzugängigen Annahmen von einer

Digitized by Google

angeblichen „Vorliebe“ oder „Abneigung“ vieler Tiere gegenüber gewissen Farben („Rotscheu“, „Blauvorliebe“, „Lustfarben“ etc.), die auch heute noch vielfach zu Verwirrung führen; die ihnen zugrunde liegenden, größtenteils mit roten und blauen Gläsern angestellten Einzelbeobachtungen finden ihre Erklärung in der Tatsache, daß gerade bei solchen roten und blauen Lichtern die relativen Helligkeitswerte beider für den normalen helladaptierten Menschen von jenen für den total Farbenblinden sehr verschieden sind.

Die Unhaltbarkeit jener noch immer verbreiteten Anschauungen von einer „Vorliebe“ bzw. „Abscheu“ mancher Tierarten für Blau oder Rot etc. erhellt am besten daraus, daß wir z. B. für ein hellliebendes Tier eine „Blauvorliebe“ in Blauscheu und eine gleichzeitige „Rotscheu“ in Rotvorliebe verwandeln können, indem wir die Lichtstärken der beiden Lichter so ändern, daß ein unter entsprechende Bedingungen gebrachtes total farbenblindes Menschenauge, für das vorher das Rot dunkler gewesen war als das Blau, es nun heller sieht als letzteres; Analoges gilt für andere Kombinationen farbiger Lichter. Ebenso können wir durch im Voraus bestimmbare Lichtstärkenänderung beider Reizlichter die angebliche Vorliebe einer untersuchten Art für eines der beiden Reizlichter in Gleichgültigkeit gegen beide verwandeln usw.

Auch die Wirkung der für uns nicht unmittelbar sichtbaren ultravioletten Strahlen auf viele Wirbellose ist durch meine Untersuchungen dem Verständnisse näher gerückt. Während man zum Teile auch heute noch geneigt ist, ebenso wie früher Lubbock, anzunehmen, daß die ultravioletten Strahlen von Insekten und Krebsen als solche direkt wahrgenommen werden, das Spektrum für sie also eine wesentlich andere Begrenzung habe, als für unser Auge, führt der von mir erbrachte Nachweis der relativ starken Fluoreszenz des brechenden Apparates der Arthropodenaugen zu der Auffassung, daß das ultraviolette Licht in diesen nicht als solches wahrgenommen zu werden braucht (für eine derartige Annahme spricht keine einzige Beobachtung), sondern nur vermöge der Fluoreszenz, die die an sich auch für diese Tiere nicht sichtbaren kurzwelligen Strahlen in längerwellige verwandelt. Die so ermittelte Helligkeitswahrnehmung konnten wir sogar einer messenden Untersuchung zugängig machen.

Literatur.

Lichtsinn bei Wirbellosen.

1744 **Trembley,** *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce. 1er mémoire, p. 11 et 66. Leyde.*

1798 **Sprengel, Chr. Konr.,** *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen.*

1829 **Grant,** *On the influence of light on the motions of infusoria. Edinb. Journ. of Sc., Vol. 10, p. 346—349.*

— **Rapp,** *Untersuchungen über den Bau einiger Polypen des Mittelländischen Meeres. Nova Acta Academiae naturae curiosorum, T. 14, Pars 2, p. 648.*

1839 **Costa,** *Fauna del regno di Napoli. Pesci.*

1845 **Hoffmeister, W.,** *Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer, Braunschweig.*

1849 **Bridgman** *and* **Newman,** *The Zoologist, No. 4.*

1857 **de Lacaze-Duthiers,** *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Troisième partie. Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 4 T. 8.*

1859 **Bronn,** *Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 2: Strahlentiere, Leipzig.*

1861 **Leydig, F.,** *Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Arch. f. Anat. u. Physiol.*

Digitized by Google

1864 **Cohn, F.**, *Ueber die Gesetze der Bewegung mikroskopischer Tiere und Pflanzen unter Einfluß des Lichtes. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Bd. 42.*
— **Sachs,** *Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. 22, p. 353—358. 361—367. 369—372.*
1865 **Nägeli, C.,** *Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München.*
1868 **Plateau, F.**, *Recherches sur les Crustacées d'eau douce de Belgique. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique, T. 34, p. 5.*
1869 **Bert, P.,** *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de Physiol.*
1870 — *Influence de la lumière verte sur la sensitive. Compt. rend., T. 70, p. 338—340.*
1872 **Pouchet, G.,** *De l'influence de la lumière sur les larves des Diptères privées d'organes extérieurs de la vision. Revue et Mag. de Zool., (2) T. 23.*
— — *Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les Crustacées. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. par Robin et Pouchet, T. 8, p. 401—407.*
1873 **Müller, Herm.,** *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider, Leipzig.*
1874—81 **Lubbock,** *Observations on ants, bees and wasps. Journ. Linn. Soc. London. (Ich zitiere im folgenden nach der deutschen Ausgabe in der Internat. wiss. Bibl., Leipzig 1883, und „Die Sinne der Tiere", ebenda 1889.)*
1875 **Pouchet et Joubert,** *La vision chez les Cirrhipèdes. Compt. rend. et Mém. Soc. Biol., Sér. 6 T. 2, p. 245—247.*
1876 **Baranetzki,** *Influence de la lumière sur les plasmodia des Myxomycètes. Mém. Soc. Sc. nat. Cherbourg, T. 19, p. 321.*
— **Darwin,** *The effect of cross- and selffertiliz. in the veget. Kingdom. London.*
— **Pouchet,** *Des changements de coloration etc. Journ. de l'anat. et de la physiol.*
— **Romanes,** *Prelimin. observ. on the locom. syst. of medusae. Philos. Transact., Vol. 116.*
— **Mueller,** *Ueber Heliotropismus. Flora, Bd. 59, p. 65—70. 88—95.*
1878 **Bert,** *Influence de la lumière sur les êtres vivants. Rev. scient., T. 21, p. 981—990.*
— **Forel,** *Ueber Gesichtssinn bei Insekten. Mitteil. d. Münchner Entomol. Vereins. (Die Arbeiten Forels, die sich von 1878 bis in die letzten Jahre erstrecken, zitiere ich im folgenden nach seinem zusammenfassenden, 1910 erschienenen Werke „Das Sinnesleben der Insekten".)*
— **Jourdain, S.,** *Sur les changements de couleur du Nika edulis. Compt. rend., T. 87, p. 302—303.*
— **Strasburger, E.,** *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss.*
— **Young, E.,** *Contribution à l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants. Arch. de Zool. expér., T. 7.*
1879 **Bonnier,** *Les nectaires. Ann. d. Soc. nat., Bot., Paris, Sér. 6 T. 8.*
— **Engelmann, Th. W.,** *Ueber Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 19.*
— **Mayer, Paul,** *Carcinologische Mitteilungen. Aus der Zool. Station zu Neapel.*
1880 **Flemming,** *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Ebenda, Bd. 6.*
— **Groos, W.,** *Ueber den Farbensinn der Tiere, insbesondere der Insekten. Isis, Jahrg. 5.*
— **Jourdan,** *Recherches zoologiques et histologiques sur les zoanthaires du Golfe de Marseille. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 6 T. 10.*
1881 **Chatin,** *Contribution expér. à l'étude de la chromotropie chez les Batraciens, les Crustacées et les Insectes, Paris.*
— **Darwin, Ch.,** *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits, London. (Deutsch von Carus, 1882.)*
— **Lubbock,** *On the sense of color among some of the lower animals. Journ. Linn. Soc. Zool., Vol. 16.*
— **de Mereſkowsky, C.,** *Les Crustacées inférieurs distinguent-ils les couleurs? Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 93, No. 26.*
— **Müller, H.,** *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben, Leipzig.*
— **Romanes** and **Ewart,** *Observations on the locomotor system of Echinodermata. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 172, Part 3, p. 855.*
1882 **Engelmann, Th. W.,** *Ueber Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch., Bd. 29, p. 387.*
— **Lubbock,** *Ants, bees and wasps, London.*
— **Marshall,** *Die Ontogenie von Reniera filigrana O. Schm. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37, p. 225.*
— **Matzdorff,** *Ueber die Färbung von Idothea tric. Inaug.-Diss. Berlin.*
— **Müller, H.,** *Ueber die Farbenliebhaberei der Honigbiene. Kosmos, p. 273.*
— **Rohon,** *Untersuchungen über den Amphioxus lanceolatus. Sitz.-ber. d. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 45.*

Digitized by Google

1883 **Engelmann, Th. W.,** *Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Pflügers Arch, Bd. 30, p. 92.*
— **Graber, V.,** *Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. k. k. Akad. Wien, Bd. 87, Abt. 1, p. 201.*
— **Ryder, J. A.,** *Primitive visual organs. Science, Vol. 2.*
— **Sharp, B.,** *On visual organs in Solen. Proc. of Acad. Nat. Sc. of Philadelphia, Philadelphia 1884, p. 248—249.*
1884 **Fol et Sarasin,** *Sur la pénétration de la lumière dans les eaux du lac de Genève. Compt. rend., T. 99.*
— **Graber, V.,** *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Prag und Leipzig.*
— **Grenacher,** *Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. d. Naturf.-Ges. Halle, Bd. 16.*
— **Sharp, B.,** *On the visual organs in Lamellibranchiata. Mitteil. Zool. Station Neapel, Jahrg. 1884, H. 4.*
— **Soret,** *Expériences sur la transparence de l'eau. Arch. Sc. phys. et nat., T. 12, p. 158.*
— **Stahl,** *Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Ztg.*
— **Thompson-Lowne, B.,** *On the compound vision and the morphology of the insects. Trans. Linn. Soc. London, (2) Vol. 2, Zool. 1879—88.*
— **Van Beneden, E.,** *Sur la présence à Liége du Niphargus puteanus. Bull. Acad. Roy. de Belgique, Année 53, Sér. 3 T. 8. No. 12, p. 651.*
1885 **Graber, V.,** *Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meertiere. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. k. k. Akad. Wien, Bd. 91, Abt. 1, p. 141.*
— **Plateau,** *Comment les fleurs attirent les insectes. Bull. Acad. Roy. de Belgique, T. 30.*
1886 **Dubois, R.,** *Les élatérides lumineux. Bull. Soc. zool. France, T. 11.*
— **Forel, A.,** *La vision de l'ultra-violet par les fourmis. Rev. sc. (Paris), T. 38.*
— — *Les fourmis perçoivent-elles l'ultra-violet avec leurs yeux ou avec leur peau? Arch. Sc. phys. nat. Genève, (3) T. 16.*
— **Handl, A.,** *Ueber den Farbensinn der Tiere und die Verteilung der Energie im Spektrum. Sitz.-ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. k. k. Akad. d. Wiss., Abt. 2, Bd. 94.*
— **Patten, W.,** *Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 6.*
— **Plateau, F.,** *Recherches sur la perception de la lumière par les Myriopodes aveugles. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 22.*
— **Sarasin, Fol et,** *Sur la pénétration de la lumière dans la profondeur de la mer à diverses heures du jour. Compt. rend., 3 mai.*
1887 **Bateson, W.,** *Notes on the senses and habits of some Crustacea. Journ. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom, Vol. 1, p. 211.*
— **Drost,** *Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel etc. Morph. Jahrb., Bd. 12.*
— **Forel,** *Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes. Recueil zool. Suisse.*
— **Patten,** *Eyes of Molluscs and Arthropods. Journ. of Morphol., Vol. 1, p. 67.*
— **Peckham,** *Some observations on the special sense of wasps. Proc. Nat. Hist. Soc. Wisconsin, p. 105.*
— **Peckham, G. H.** *and* **E. G.,** *Some observations on the mental powers of spiders. Journ. of Morphol., Bd. 1, p. 383.*
— **Poulton,** *On the colour relation of lepidopterous larvae, pupae imagines and their surroundings. Phil. Trans. B, Vol. 178 (auch 1892, 1899 u. 1903).*
— **Sarasin,** *Die Augen und das Integument der Diadematiden Ceylon. Teil I, 1887/8.*
1888 **Dittrich,** *Ueber das Leuchten der Tiere. Wiss. Beitr. z. Progr. d. Realgymnasiums am Zwinger, Breslau.*
— **Loeb, J.,** *Die Orientierung der Tiere gegen das Licht (tierischer Heliotropismus). Sitz.ber. d. Würzb. Phys.-med. Ges.*
— **Plateau, F.,** *Recherches expérim. sur la vision chez les Arthropodes. 1.—5. Bull. Acad. Belg., (3) T. 14 (1887); T. 15 (1888), No. 45 (Mém. couronnées etc. Acad. Belg.); T. 16 (1888).*
— **Rawitz, B.,** *Der Mantelrand der Acephalen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Teil 1, Bd. 22; Teil 2, Bd. 24 (1890); Teil 3, Bd. 27 (1892).*
1889 **Dubois, R.,** *Sur le mécanisme des fonctions photodermatique et photogénique chez le siphon du Pholas dactylus. Compt. rend., T. 109.*
— — *Sur l'action des agents modificateurs de la contraction photodermatique chez le Pholas dactylus. Compt. rend., T. 109.*
— **Howard, L. O.,** *Butterflies attracted to light at night. Proc. Ent. Soc. Washington, Vol. 4.*
— **Lubbock,** *Die Sinne der Tiere. Internat. wiss. Bibl. Leipzig.*

Digitized by Google

1889 **Peckham, G. W.** and **E. G.**, *Observations on sexual selection in spiders of the family Attidae. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin, Vol. 1.*
— **Verworn, M.**, *Psychophysiologische Protistenstudien, Jena.*
1890 **Bulman,** *On the supposed selective action of bees on flowers. The Zoologist, Ser. 3 Vol. 14, p. 422.*
— **Driesch, H.**, *Heliotropismus und Hydroidpolypen. Zool. Jahrb., p. 147.*
— **Dubois, R.**, *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau. Compt. rend., T. 110.*
— **Groom** und **Loeb,** *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 10.*
— **Loeb, J.**, *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890.*
— — *Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen (heliotropische Krümmungen bei Tieren). Pflügers Arch., Bd. 47, p. 391.*
— **Poulton,** *The colours of animals, London.*
1891 **Jourdan, E.**, *Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere. Deutsch von W. Marshall. Webers naturwiss. Bibliothek, Bd. 3.*
— **Regnard,** *Recherches expérim. sur les conditions physiques de la vie dans les eaux, Paris.*
— **Willem, V.**, *Sur les perceptions dermato-optiques (Résumé historique et critique). Bull. scient. France et Belgique, T. 23.*
— — *La vision chez les Gastéropodes pulmonés. Compt. rend., T. 112, No. 4.*
— **Wilson, E. B.**, *The heliotropism of Hydra. Amer. Nat., Vol. 25.*
1892 **Dubois, R.**, *Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle etc., Paris. Ann. de l'Univ. de Lyon.*
— **Nagel, W. A.**, *Die niederen Sinne der Insekten. Diss. Tübingen.*
— **Oltmanns, F.**, *Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75.*
— **Willem,** *De la vision chez les Mollusques gastéropodes pulmonés. Arch. de Biol., T. 12, p. 57—147.*
— **Young,** *La fonction dermatoptique chez le vers de terre. Compt. rend. des Trav. Soc. Helv. Sc. nat., p. 127—128.*
1893 **Chun, C.**, *Leuchtorgane und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in großen Meerestiefen. Biol. Ctbl., Bd. 13, p. 544—571.*
— **Loeb,** *Ueber die künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflügers Arch., Bd. 53.*
1894 **Nagel, W. A.**, *Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Cölenteraten. Pflügers Arch., Bd. 57.*
— — *Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes augenloser Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 14, No. 11.*
— — *Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln. Ebenda, No. 22.*
— **Peckham,** *The sense of sight in spiders, with some observations on the color sense. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters, Vol. 10, p. 231.*
1895 **Plateau, F.**, *Comment les fleurs attirent les insectes. Recherches expérimentales. Bull. Acad. Roy. Belgique, (3) T. 30.*
— **Verworn, M.**, *Allgemeine Physiologie, Jena.*
— **Weismann, A.**, *Wie sehen die Insekten? Deutsche Rundschau, Bd. 83.*
1896 **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I. Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61, H. 3, p. 393.*
— **Nagel, W. A.**, *Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena.*
— **Parker, G. H.**, *Pigment migration in the eyes of Palaemonetes. A preliminary notice. Zool. Anz., Bd. 19.*
— **Rosenstadt,** *Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Dekapoden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 47.*
— **v. Uexküll, J.**, *Vergleichende sinnesphysiologische Untersuchungen. II. Der Schatten als Reiz für Centrostephanus longispinus. Ztschr. f. Biol., Bd. 34.*
1897 **Davenport, C. B.**, *Experimental morphology, New York.*
— **Davenport** and **Cannon,** *On the determination of the direction and of movement of organisms by light. Journ. of Physiol., Vol. 21, p. 22—32.*
— **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der trieladen Turbellarien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, H. 4, p. 527.*
— **Loeb, J.**, *Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflügers Arch., Bd. 66.*

Digitized by Google

1897 **Oltmanns,** *Ueber positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, p. 1—32.*
— **v. Uexküll, J.,** *Ueber die Reflexe bei Seeigeln. Ztschr. f. Biol., Bd. 34, p. 298.*
1898 **Bethe,** *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 70, p. 15—100.*
— **Kienitz-Gerloff,** *Prof. Plateau und die Blumentheorie. I und II. Biol. Ctbl., Bd. 18 (1898) und Bd. 23 (1903).*
— **Patten, W.,** *A basis for a theory of colour vision. Amer. Nat., Vol. 32.*
— **Reeker,** *Wie ziehen die Blumen die Insekten an? Der zool. Garten, Jahrg. 39, Bd. 14.*
— **Rhumbler,** *Physikal. Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7.*
1899 **Axenfeld, D.,** *Quelques observations sur la vue des Arthropodes. Arch. ital. d. Biol., T. 31.*
— **Beer, T., Bethe, A.,** *und* **v. Uexküll, J.,** *Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Ctbl. f. Physiol., Bd. 13, No. 6, p. 137—141.*
— **Bulman,** *Bees and the origin of flowers. Nat. Sc., Vol. 14, p. 128—130.*
— **Davenport** *and* **Lewis,** *Phototaxis of Daphnia. Science, N. S. Vol. 9, p. 368.*
— **Miltz, O.,** *Das Auge der Polyphemiden. Biblioth. zool., H. 28.*
— **Plateau, F.,** *Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. Deuxième partie. Le choix des couleurs par les insectes. Mém. Soc. zool. de France.*
— — *Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. Mém. Soc. zool. de France, T. 12.*
— **v. Uexküll, J.,** *Die Physiologie der Pedicellarien. Ztschr. f. Biol., Bd. 17.*
— **Verworn,** *Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena.*
— **Yerkes,** *Reactions of Entomostraca to stimulation by light. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3, p. 157—182.*
1900 **Harrington** *and* **Leaming,** *The reaction of Amoeba to light of different colors. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3, p. 9—16.*
— **Holt, E. B.,** *and* **Lee, F. S.,** *The theory of phototactic response. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4.*
— **Parker** *and* **Burnett,** *Te reactions of planarians with and without eyes to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4.*
— **Plateau, F.,** *Expériences sur l'attraction des insectes par les étoffes colorées et les objets brillants. Ann. Soc. Ent. Belg., T. 44.*
— **Towle, W. E.,** *A study in the heliotropism of Cypridopsis. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3, No. 8, p. 345—365.*
— **v. Uexküll, J.,** *Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel. Ztschr. f. Biol., Bd. 40 (N. F. Bd. 22).*
— **Wagner,** *On the eye-spot and flagellum of Euglena viridis. Journ. Linn. Soc. (Zool.) London, Vol. 27, p. 463—481.*
— **Yerkes, R. M.,** *Reactions of Entomostraca to stimulation by light. II. Reactions of Daphnia and Cypris. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4.*
1901 **Field, Adele,** *A study on an ant. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901—04.*
— **Forel, A.,** *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, München.*
— **Frandsen, P.,** *Studies on the reactions of Limax maximus to directive stimuli. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., Vol. 37, No. 8, p. 185—227.*
— **Holmes, S. J.,** *Phototaxis in the Amphipoda. Amer. Journ. Physiol. Vol. 5.*
— **Holt, E. B.,** *and* **Lee, F. S.,** *The theory of phototactic response. Amer. Journ. Physiol., Vol. 4, No. 9, p. 460—481.*
— *Sensations des insectes. Rivista di Biologia generale, Vol. 2, p. 561. 641; Vol. 3, p. 7. 241. 401 (1901/02).*
— **Kreusler,** *Annalen der Physik, Bd. 6.*
— **Mitsukuri, K.,** *Negative phototaxis and other properties of Littorina as factors in determining its habitat. Annotationes Zoologicae Japonenses, Vol. 4, Part 1, p. 1—19.*
— **Parker, G. H.,** *The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth-migrations. Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 21.*
— **Parker, G. H.,** *and* **Arkin, L.,** *The directive influence of light on the earthworm Allolobophora foetida (Sav.) Amer. Journ. Physiol., Vol. 5.*
— **Pearl, R.,** *and* **Cole, L.,** *The effect of very intense light on organisms. Third Rep. of Mich. Acad. of Sc.*
— **Rádl, Em.,** *Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Ctbl., Bd. 21.*
— — *Ueber die Lichtreaktionen der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 87.*
— **Steinach,** *Ueber die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden. Pflügers Arch., Bd. 87, p. 38.*

Digitized by Google

1902 **Forel** und **Dufour**, *Ueber die Empfindlichkeit der Ameisen für ultraviolette und Röntgensche Strahlen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 17, p. 335—338.*
— **Gaidukow**, *Ueber den Einfluß farbiger Lichter auf die Färbung lebender Oscillarien. Abhandl. d. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.*
— **Hess, C.**, *Ueber das Vorkommen von Sehpurpur bei Cephalopoden. Ctbl. f. Physiol., No. 4.*
— **Parker, G. H.**, *The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth-migrations. U. S. Fish Comm. Wood's Holl, Mass.*
— **Smith, Amelia**, *The influence of temperature, odors, light and contact on the movements of the earthworm. Amer. Journ. Physiol., Vol. 6, p. 459—486.*
— **Yerkes, A.**, *Contribution to the physiology of the nervous system of the Medusa Gonionemus Murbachi. I. Amer. Journ. Physiol., Vol. 6.*
1903 **Adams, G. P.**, *On the negative and positive phototropism of the earthworm Allolobophora foetida (Sav.) as determined by light of different intensities. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9, No. 1, p. 26.*
— **Andreae**, *Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beiheft z. Bot. Ctbl., Bd. 15, H. 3.*
— **Aufsess, V.**, *Die Farbe der Seen. Inaug.-Diss. München und Ann. d. Phys., Bd. 4 (1901), H. 13.*
— **Bohn**, *Actions tropiques de la lumière. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris, T. 55, p. 1440—1442.*
— — *Sur le phototropisme des artiozoaires supérieurs. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 137, p. 1292—1294.*
— **v. Buttel-Reepen**, *Ueber die Bedeutung der Stirnaugen und der Seitenaugen bei der Honigbiene. Bienenwirtschaftl. Ctbl., No. 21.*
— **Hertel, E.**, *Experimentelles über ultravioletten Licht. Ber. Ophthalmol. Ges. Heidelberg.*
— **Holmes**, *Phototaxis in Volvox. Biol. Bull., Vol. 4.*
— **Kathriner**, *Versuche über die Art der Orientierung der Honigbiene. Biol. Ctbl., p. 646.*
— **Parker, G. H.**, *The phototropism of the mourning-cloak butterfly, Vanessa antiopa Linn. Mark Anniv. Volume, No. 23, p. 453—469, Pl. 33.*
— **Rádl, Em.**, *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere, Leipzig.*
— **Torelle, E.**, *The response of the frog to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9, No. 6, p. 466—488.*
— **Yerkes**, *A study of the reactions and reaction times of the Medusa Gonionemus etc. Amer. Journ. Physiol., Vol. 9.*
— — *Reaction of Daphnia pulex to light and heat. Mark Anniv. Volume, p. 359.*
1904 **Bohn**, *Théorie nouvelle du phototropisme. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 139, p. 890—891.*
— **Gilsay**, *Ueber die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 40.*
— **Hertel**, *Ueber Beeinflussung der Organismen durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 4, H. 1.*
— — *Ueber physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge. Ebenda. Bd. 5, H. 1.*
— **Jennings**, *The behavior of Paramaecium. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 14, No. 6.*
— **Keeble** and **Gamble**, *The colour physiology of the higher Crustacea. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 196, p. 295—388.*
— — — *Hippolyte varians, a study in colour change. The colour physiology in higher Crustacea. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 43 (1900), und Phil. Transact. B, Vol. 196 (1903), Part 3; Vol. 198 (1905).*
— — — *The bionomics of convoluta roscoffensis etc. Quarterly Journal of micr. Science, Vol. 47, N. S.*
— **Wéry, Joséphine**, *Quelques expériences sur l'attraction des abeilles par les fleurs. Bull. Acad. Roy. de Belg., Dèc.*
1905 **Bauer, V.**, *Ueber einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19.*
— **Bohn, G.**, *Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière. Mém. Inst. gén. psychol. Paris, No. 1, 110 p.*
— **Carpenter, F. W.**, *The reactions of the pomace fly (Drosophila ampelophila Loew) to light, gravity, and mechanical stimulation. Amer. Nat., Vol. 39 (459), p. 157.*
— **Detto**, *Blütenbiologische Untersuchungen. Flora, Bd. 94.*
— **Harper, E. H.**, *Reactions to light and mechanical stimuli in the earthworm Perichaeta bermudensis (Beddard). Biol. Bull., Vol. 10, No. 1, p. 17—34.*

Digitized by Google

1905 **Holmes, S. J.,** *The reactions of Ranatra to light. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 15, No. 4, p. 305—349.*
— — *The selection of random movements as a factor in phototaxis. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 15, No. 2. p. 98—112.*
— **Keeble, F.,** and **Gamble, W.,** *1904 und 1905, The colour-physiology of higher Crustacea, Part II. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B Vol. 196 (1904) und Vol. 198 (1905).*
— **Piper,** *Das elektromotorische Verhalten der Retina von Eledone moschata. Arch. f. Anat. u. Physiol., p. 453.*
— **Smith, G.,** *The effect of pigment-migration in the phototropism of Gammarus annulatus. Amer. Journ., Vol. 13.*
1906 **Bohn,** *Sur les mouvements de roulement influencés par la lumière. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris, T. 61, p. 468.*
— **Escherich,** *Die Ameise. Braunschweig.*
— **Hadley,** *The reaction of optical stimuli to rheotaxis in the American Lobster (Homarus americanus). Amer. Journ. Physiol., Vol. 17, p. 326—342.*
— **Jennings, H. S.,** *Behavior of the lower organisms. New York Columbia University Press.*
— **Loeb,** *Ueber die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Pflügers Archiv, Bd. 115.*
— — *Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.*
— **Lyon,** *Note on the heliotropism of Palaemonetes larvae. Biol. Bull., Vol. 12, p. 23—25.*
— **Mast, S. O.,** *Light reactions in lower organisms. I. Stentor coeruleus. Journ. of exper. Zool., Vol. 3, Sept., p. 359—399.*
— **Mayer** and **Soute,** *Some reactions of caterpillars and moths. Journ. exper. Zool., Vol. 3, p. 415.*
— **Minkiewicz, R.,** *Sur le chromotropisme et son inversion artificielle. Compt. rend., Nov., Déc.*
— **Plateau, F.,** *Les fleurs artificielles et les insectes. Mém. Sc. Acad. Roy. de Belg., T. 1.*
— — *Note sur l'emploi de récipients en verre dans l'étude des rapports des insectes avec les fleurs. Ebenda, Déc.*
— **Prognow, Oskar,** *Der Farbensinn der Lepidoptera und die geschlechtliche Zuchtwahl. Entomol. Ztschr.*
— **Rädl, E.,** *Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere. Biol. Ctbl.*
1907 **Bohn,** *Le rhythme nycthéméral chez les Actinies. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris, T. 62, p. 473.*
— **Cole, L. J.,** *Influence of direction vs. intensity of light in determining the phototropic responses of organisms. Abstract. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 17, p. 192.*
— — *An experimental study of the image-forming powers of various types of eyes. Proc. Amer. Acad. Arts and Sc., Vol. 42, No. 16, p. 333.*
— **Mast,** *Light reactions in lower organisms. II. Volvox. Journ. comp. Neurol. and Psychol., Vol. 17, p. 99—180.*
— **Minkiewicz,** *Analyse expérimentale de l'instinct de dégusement chez les Brachyures oxyrhynques. Arch. de Zool. expér. et gén., T. 7, p. 37—67.*
— **Plateau, F.,** *Les insectes et la couleur des fleurs. Année physiologique de Binet.*
— **Torrey,** *The method of trial and the tropism hypothesis. Science, N. S. Vol. 26, p. 313.*
— **Walter,** *The reactions of Planarians to light. Journ. exper. Zool., Vol. 5, p. 35—162.*
— **Went,** *Ueber Zwecklosigkeit in der lebenden Natur, Biol. Ctbl., Bd. 27.*
1908 **Bauer, V.,** *Ueber die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8.*
— **Dohrn, R.,** *Ueber die Augen einiger Tiefseemacruren. In.-Diss. Marburg.*
— **Fitting,** *Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 45, p. 83—136.*
— **Hadley,** *The reaction of blinded lobster to light. Amer. Journ. Physiol., Vol. 21, p. 189—199.*
— **Hanssen,** *Recherches expérimentales sur la sensibilation optique du protoplasma. Bull. Acad. Roy. Sc. et Lett. Danemark, T. 3, p. 113—142, 4 pls.*
— **Holmes,** *Phototaxis in fiddler crabs and its relation to theories of orientation. Journ. comp. Neurol. and Psych., Vol. 18, p. 493—497.*
— **Loeb, J.,** *Ueber Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 28.*

Digitized by Google

1908 **Minkiewicz, R.,** *Etude expérimentale du synchromatisme de Hippolyte varians Leach. Not préliminaire. Anz. Akad. Wiss. Krakau, No. 9.*
— — *Sur le chlorotropisme normal des Pagures. Compt. rend., Nov., p. 3.*
— **Ostwald, Wolfg.,** *Ueber die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus, Habilit.-Schr. Springer, Berlin.*
— **Pearse,** *Observ. on the behavior of the Holothurian Thyone briareus. Biol. Bull., Vol. 15*
— **Pütter,** *Organologie des Auges. Hdb. d. ges. Augenheilkunde.*
1909 **Bauer, V.,** *Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. Biol. Ctbl., Bd. 29.*
— **Blaauw,** *Die Perzeption des Lichtes. Trav. Bot. Néerlandais, Bd. 5, p. 209.*
— **Bohn,** *La naissance de l'intelligence, Paris.*
— — *Quelques observations sur les chenilles des des dunes. Bull. Inst. Général de Psychol.*
— **Demoll,** *Ueber d. Augen u. Augenstielreflexe von Squilla mantis. Zool. Jahrb., Bd. 27.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft.*
— **Krustus,** *Zur vergleich. Physiologie d. Pupillenspiels. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. 64, Ergänz.-Heft.*
— **Loeb,** *Die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie, Leipzig, 51 pp.*
— **Lovell,** *The color sense in the honey-bee; is conspicuousness an advantage to flowers? Amer. Nat., Vol. 43, p. 338—349.*
— **Mangold, E.,** *Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und auf Schatten. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9.*
— **Minkiewicz, R.,** *Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver vergleichender und experimenteller Methode. Zool. Jahrb., Bd. 28, Syst.*
— **Murbach,** *Some light reactions of the Medusa Gonionemus. Biol. Bull., Vol. 17, p. 354—368.*
1910 **Cowles,** *Stimuli produced by light and by contact with solid walls as factors in the behavior of Ophiuroids. Journ. exp. Zool., p. 387.*
— — *Reactions to light and other points in the behavior of the starfish. Papers Tortugas Lab. Carnegie Inst. Wash.*
— **Doflein, F.,** *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschrift f. R. Hertwig, Bd. 3.*
— **Ewald,** *Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen, Erlangen. (Sep. aus Biol. Ctbl., Bd. 30.)*
— **Exner, F. u. S.,** *Die physiologischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 119, Februar.*
— **Forel,** *Das Sinnesleben der Insekten, München.*
— **Franz, V.,** *Phototaxis und Wanderung. Internat. Rev. d. gesamten Hydrobiol. u. Hydrogr.*
— **Hess, C.,** *Ueber Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen. Pflügers Arch., Bd. 137.*
— — *Neue Untersuch. üb. d. Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Pflügers Arch., Bd. 136.*
— **Loeb, J.,** *and* **Maxwell, S.,** *Further proof of the identity of heliotropism in animals and plants. University of California Publications in Physiol., Vol. 3, No. 17, p. 195.*
— **Mast,** *Reactions to light in marine Turbellaria. Publ. Carnegie Inst. Washing.*
— — *Reactions in Amoeba to light. Journ. exp. Zool., p. 265.*
— — *The effect of light on the movements of lower organisms. Transact. Illumin.-engineering Soc. Baltimore, Oct.*
1911 **Cowdry, E. V.,** *The colour changes of Octopus vulg. Univ. of Toronto Studies, Biol. Ser.*
— **Helland Hansen** *vgl. Ztschr. d. Ges. f. Erdkunde, Berlin, p. 447.*
— **Hess, C.,** *Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Pflügers Arch., Bd. 142.*
— **Holmes,** *The beginning of intelligence. Science, 33.*
— **Jackson,** *The control of phototactic reactions in Hyalella by chemicals. Journ. comp. Neur. and Psychol., p. 259.*
— **Kirchner,** *Blumen und Insekten. Leipzig.*
— **Loeb, J.,** *Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., Bd. 4, p. 451.*
— **Mast, S. O.,** *Light and the behavior of organisms. New York, John Wiley & Sons.*
— **Mc Ginnis, Mary O.,** *Reactions of Branchipus serratus to light, heat and gravity. Journ. exp. Zool., p. 227.*
— **Morse, Max,** *Alleged rhythm in phototaxis synchronous with ocean tides. Proc. Soc. exp. biol. and med., p. 145.*
— **Steuer,** *Leitfaden der Planktonkunde. Leipzig, Teubner.*

Digitized by Google

Zweiter Teil.

Dioptrik. Sichtbare Lichtwirkungen am Sehorgan.

I. Das Sehorgan der Wirbeltiere.

Die einfachsten Formen der Sehorgane, welchen wir in der Wirbeltierreihe begegnen, stellen die lichtempfindlichen Gebilde bei *Amphioxus* dar. Wir sahen oben (p. 65), daß und in welcher Weise diese „Becheraugen" Licht bzw. Lichtstärkenunterschiede wahrzunehmen vermögen. Daß eine solche einzelne Sehzelle, die wir morphologisch der Stäbchen- und Zapfensehzelle des Craniotenauges homologisieren dürfen (s. o.), auch die Wahrnehmung der Richtung zu vermitteln vermag, aus der das Licht kommt, läßt sich nicht wohl annehmen. Wenn die Tiere, wie PARKER angibt, bei Belichtung des Vorderendes nach rückwärts, bei Belichtung des hinteren Abschnittes nach vorn fliehen, so scheint hier die erste Andeutung dessen vorzuliegen, was man bei höher entwickelten Sehorganen als „Richtungssehen" bezeichnet; dieses wird aber hier nicht durch ein einzelnes Sehorgan, sondern dadurch vermittelt, daß die verschiedenen, über den ganzen Körper verteilten Sehorgane eines Tieres verschieden starke Lichtreize empfangen. Prinzipiell erscheint das Richtungssehen des Craniotenauges von einer solchen Richtungswahrnehmung bei *Amphioxus* nicht wesentlich verschieden, nachdem BOVERI (1904) gezeigt hat, daß das Craniotenauge „phylogenetisch durch engere Vereinigung von Gebilden entstanden ist, die selbst schon Lichtempfindungsorgane waren, ohne miteinander zu einer höheren Einheit verbunden zu sein". Die Sehelemente, durch deren Reizung auch bei *Amphioxus* eine Art von Richtungssehen zustande kommen kann, sind hier räumlich relativ weit voneinander gesonderte Individuen, im Craniotenauge dicht aneinander gelagerte Bestandteile einer höheren Einheit.

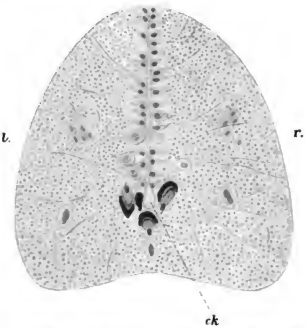


Fig. 13. Querschnitt durch einen *Amphioxus*, die Becheraugen zeigend (nach HESSE).

Die dioptrischen Verhältnisse zeigen in der ganzen Wirbeltierreihe im wesentlichen übereinstimmendes Verhalten, ja eine gewisse Einförmigkeit. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, alle kleinen Verschiedenheiten aufzuzählen, welche die einzelnen Teile des brechenden Apparates im Craniotenauge zeigen. Nur einige Fragen von allgemeinerem Interesse seien besprochen.

Digitized by Google

A. Linse.

Unter den brechenden Medien interessiert uns in erster Linie das Verhalten der Linse. Ich beschränke mich auf eine kurze Erörterung der dioptrisch wichtigsten Fragen und verweise wegen der morphologischen Verhältnisse auf die vortreffliche, erschöpfende Darstellung der Wirbeltierlinse durch RABL (1898 und 1899).

Der große Brechwert der Linse, durch den erst die Ausbildung von Augen mit verhältnismäßig kurzen Sehachsen möglich geworden ist, beruht wesentlich auf ihrer Schichtung: Vom optischen Standpunkte können wir sie im wesentlichen als aus konzentrischen Schalen gebildet ansehen, deren Brechungsindex entsprechend der Kernmitte am höchsten ist und von da nach beiden Polen abnimmt. MATTHIESSEN hatte geglaubt, die diese Indexvariationen darstellende „Indizikalkurve" könne bei Menschen und Tieren genügend genau durch einen Parabelschnitt wiedergegeben werden, und aus einer von ihm angegebenen Formel lasse sich der „Totalindex" der Linse berechnen, sofern jener des Poles und des Kernzentrums bekannt sei. Ich habe die Irrigkeit der MATTHIESSENschen Voraussetzungen früher (1905) eingehend dargetan, doch begegnen wir auch heute noch der unzutreffenden Angabe, das Brechungsvermögen der Linse wachse von der Grenze der Kapsel gegen die äußere Kortikalschicht an nach der Mitte zu kontinuierlich und es erfolge von da an keine sprungweise Aenderung des Brechungsindex (PÜTTER). Da auf Grund jener irrigen Formeln auch noch immer unzutreffende Werte für die Totalindices der Linsen mitgeteilt werden, seien kurz einige leicht zu wiederholende Versuche angeführt, die zeigen, wie viel verwickelter der Strahlengang auch in verschiedenen Tierlinsen ist, als heute in der Regel noch angenommen wird.

Untersucht man Säugerlinsen, z. B. vom Kalb, bei passender Belichtung mit einer genügend kleinen punktförmigen Lichtquelle, so sieht man nicht, wie allgemein angenommen wurde, ein, sondern zwei vordere Linsenbildchen: neben dem bisher allein gekannten sogenannten vorderen PURKINJEschen Linsenbildchen, das an der Vorderfläche der Linse zustande kommt, ist ein zweites, der Kernoberfläche entsprechendes (von mir als „erstes Kernbildchen" beschriebenes) sichtbar; ebenso sieht man außer dem hinteren Rindenbildchen ein „hinteres Kernbildchen". Diese beiden Bilder zeigen an, daß schon in jugendlichen Rinderaugen der Index von der Rinde zum Kerne nicht kontinuierlich, sondern an der Kernoberfläche sprungweise zunimmt. Die Lichtstärke der Kernbildchen wächst mit zunehmendem Alter und ist z. B. bei alten Ochsenaugen kaum geringer als die der Rindenbildchen; der Indexunterschied an der Grenze zwischen Rinde und Kern wird also mit zunehmendem Alter immer größer. Aehnliches fand ich auch bei anderen Säugern; beim Menschen sind nach dem 25. Jahre die Kernbildchen stets, im früheren Alter nur ausnahmsweise zu sehen; bei Kaninchen überzeugt man sich in gleicher Weise davon (vgl. Fig. 14), daß hier zwischen vorderem Pol und Kern oft an zwei Stellen deutliche Diskontinuitätsflächen vorhanden sind. (Aehnliche Bilder sah SCHMIDT früher bei Pferden, ohne sie deuten

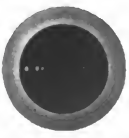


Fig. 14. Rindenbild und mehrfache Kernbildchen in der Kaninchenlinse.

Digitized by Google

zu können.) Sehr sorgfältige direkte Indexbestimmungen mit dem Abbeschen Refraktometer bei Säugern und Vögeln verdanken wir Freytag (1909). Bei Katze und Kaninchen konnte er die von mir gefundenen Indexstufen auch refraktometrisch nachweisen.

Etwas anders als bei den Säugerlinsen liegen die Verhältnisse bei den Linsen der Fische und der Cephalopoden. Man findet (s. Fig. 15) bei Bestrahlung mit angenähert punktförmigen Lichtquellen neben dem vorderen Linsenbilde kernwärts und deutlich von ihm gesondert einen feinen, nicht ganz scharf begrenzten Lichtkegel, dessen Spitze angenähert dem Mittelpunkte der Linse entspricht. Ein ähnlicher Lichtkegel erscheint neben dem deutlich sichtbaren hinteren Linsenbildchen kernwärts von ihm, so, daß seine Spitze jene des ersten fast berührt. Die Indizialkurve zeigt also hier wesentlich anderen Verlauf als bei den vorher besprochenen Säugerlinsen: sie steigt an der Kerngrenze mehr oder weniger sprungweise, weiterhin innerhalb des Kerngebietes verhältnismäßig steil, aber angenähert gleichmäßig an. Also auch hier verhält sie sich wesentlich anders, als nach Matthiessen noch angenommen wird.

Fig. 15. Linsenbildchen im Fischauge.

Diesem steilen Anstiege der Indizialkurve entsprechend findet man die Differenz zwischen Kern- und Rindenindex bei Fischen beträchtlich größer als beim Säuger. Hier wie dort zeigt der Index des vorderen Poles meist Werte von ca. 1,38—1,39; während aber der Index des Kernzentrums beim Menschen durchschnittlich nur ungefähr 1,41—1,42 beträgt, wird er bei Fischen = 1,51, ja noch höher gefunden (Matthiessen), was wohl damit zusammenhängt, daß bei den Wassertieren die Brechung an der Hornhaut wegfällt und die Konvergenz der Strahlen durch die Linse allein herbeigeführt werden muß; wenigstens zeigt auch bei einigen Wassersäugern das Kernzentrum auffallend hohe Indices. Nur bei Vögeln und Reptilien ist es mir bisher nicht möglich gewesen, neben den Rindenbildchen auch jenen Kernbildchen entsprechende Spiegelbilder in der Linse nachzuweisen.

Meine Methoden gestatten somit, die Irrigkeit der herrschenden Anschauungen über den Strahlengang in der Linse darzutun, und decken eine Reihe neuer Eigentümlichkeiten und Verschiedenheiten im optischen Bau der Linsen verschiedener Tierklassen auf.

Der Sauropsidenlinse kommt eine besondere Stellung zu durch das Vorhandensein jener merkwürdigen, als Ringwulst bezeichneten Bildung, die sich im wesentlichen als eine durchsichtige Lage vorwiegend radiär angeordneter Elemente längs des Linsenäquators darstellt. Die vielerörterte Frage nach seiner Bedeutung konnten wir (1909, vgl. p. 269) der Lösung näher bringen durch den Nachweis, daß der Ringwulst in der Tierreihe wesentlich nur da auftritt, wo ein akkommodativer Druck der Binnenmuskeln des Auges auf die Linse und dadurch bedingte Wölbungsänderungen der letzteren nachweisbar sind. Danach kann es wohl nicht mehr zweifelhaft sein, daß er die Aufgabe hat, den von der Binnenmuskulatur auf die Linsenvorderfläche ausgeübten Druck in zweckmäßiger Form auf die Linsenmasse selbst zu übertragen. Für eine solche Auffassung spricht u. a. auch der Umstand, daß wir den Ringwulst nicht überall gleich breit, sondern oben und hinten oben, da, wo die Ciliarfortsätze am stärksten entwickelt sind, nicht unbeträchtlich breiter fanden als unten und vorn unten. (Auf Grund

Digitized by Google

anatomischer Betrachtung meinte schon H. MÜLLER, es wäre „vielleicht daran zu denken, ob nicht die Kompression der Linse von seiten des Ciliarkörpers dadurch besonders für die Mitte der Linse wirksam werde, daß sie am Rande zunächst jenen Ring trifft, dessen Fasern mit ihrer Achse in der Richtung des ausgeübten Druckes stehen, oder ob etwa die Elastizität der Linse durch jene Anordnung eine vollkommenere wird". Im Sinne der ersteren Annahme äußerte sich auch RABL.)

Einen interessanten Zusammenhang zwischen Ringwulstgröße und Fluggeschwindigkeit bei Vögeln hat RABL (vgl. p. 268) aufgedeckt: den größten Ringwulst zeigen die schnellfliegenden Schwalben, den kleinsten Gänse und Enten. Der Umstand, daß bei Nachtvögeln, deren Akkommodationsbreite wir verhältnismäßig gering fanden (s. u.), der Ringwulst beträchtlich kleiner ist als bei Tagvögeln, deutet auch auf Beziehungen zwischen Ringwulstgröße und Akkommodationsbreite; daß aber letztere nicht allein für die Ringwulstgröße bestimmend ist, zeigt u. a. die Tatsache, daß bei der stark akkommodierenden Teichschildkröte ein verhältnismäßig kleinerer Ringwulst gefunden wird, als bei den von uns untersuchten Sauriern mit geringerer Akkommodationsbreite.

Die Schlange besitzt keinen Ringwulst, die meisten Schlangen zeigen nur verhältnismäßig unbedeutende akkommodative Wölbungsvermehrung der Linse, bisher mit einziger Ausnahme der Würfelnatter. Es steht noch dahin, ob bzw. wie die eigentümliche hohe Epithelschicht am vorderen Pole der Schlangenlinse mit den fraglichen akkommodativen Vorgängen funktionell in Zusammenhang zu bringen ist.

Dioptrisch kommt dem Ringwulste keine andere Rolle zu als der eigentlichen Linsenmasse selbst; er ist optisch, wenigstens bei Vögeln, nur wenig von der anliegenden Linsensubstanz verschieden und der Strahlengang wird in ihm, abgesehen von der Schichtungswirkung, kein wesentlich anderer sein, als in der Linsensubstanz selbst, was mit unseren Befunden über seine Funktion gut in Einklang steht. Beim Sehen kommt er direkt wenig in Betracht, da er unter gewöhnlichen Verhältnissen stets von der Iris bedeckt ist.

Die übrigen brechenden Medien des Auges haben für die vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes so geringes Interesse, daß ich auf eingehendere Erörterung derselben verzichten darf. Hornhaut, Kammerwasser und Glaskörper zeigen durch die ganze Vertebratenreihe optisch im wesentlichen ähnliche oder gleiche Eigenschaften. Den Beziehungen des Hornhautdurchmessers zur Größe des Auges ist PÜTTER (1908) nachgegangen; für die physiologisch interessante Frage nach der Lichtstärke der Netzhautbilder kommt in erster Linie die mittlere Größe der Pupille in Betracht. Im allgemeinen wird man gewiß große Pupillen vorwiegend in Augen mit großen Hornhäuten finden; ob aber die Pupillengröße der Hornhautgröße proportional variiert oder noch von anderen Faktoren (z. B. Entwicklung der Irismuskulatur u. a.) mitbestimmt und daher vom Hornhautdurchmesser innerhalb gewisser Grenzen unabhängig ist, wurde bisher nicht genauer untersucht.

Der Anteil, den die Hornhautbrechkraft an der Gesamtbrechkraft des Auges hat, ist nach Untersuchungen von MATTHIESSEN bei verschiedenen Tieren verschieden. Einzelheiten hierüber, die besonderes physiologisches Interesse beanspruchten, sind mir nicht bekannt. Daß unter normalen Lebensbedingungen die Hornhautbrechung nur bei

Digitized by Google

Lufttieren in Betracht kommt, bedarf keiner Betonung. Die früher verbreitete Annahme, infolge Wegfalls der Hornhautbrechung bei Wassertieren sei hier die Wölbung der Hornhaut eine geringere und unregelmäßigere, entspricht nach Untersuchungen Beers im allgemeinen nicht den Tatsachen.

Beer (1894, vgl. p. 283) fand bei vielen Fischarten die Hornhaut regelmäßig und relativ stark gewölbt, Astigmatismus oft gering oder in nennenswertem Maße überhaupt nicht vorhanden. Bei einigen Spariden dagegen fand er Hornhautwölbungen, die ein deutliches Sehen in der Luft behindern würden, z. B. keratoconusartige Bildungen und facettenartige Abflachungen, die in Luft starken unregelmäßigen Astigmatismus zur Folge haben würden. Auch eine Angabe Matthiessens (1886) über ansehnlichen Hornhautastigmatismus (von ca. 4—4½ Dioptrien) bei Walen sei erwähnt. Doch ist auch für verschiedene Luftsäuger ein verhältnismäßig starker regelmäßiger Astigmatismus beschrieben worden, der z. B. bei Katzen auffallend stark und hier Anlaß zur Bildung der schlitzförmigen Pupille sein soll (s. u.).

Da derartige Angaben, wenn sie auf allgemeine Gültigkeit Anspruch machen sollen, sich nicht auf Bestimmungen an einzelnen oder einigen wenigen Tieren beschränken dürfen, umfassendere Messungen meines Wissens aber nicht angestellt sind, müssen wir von einer Erörterung der Frage nach den Beziehungen zwischen Hornhautastigmatismus und Pupillenform zunächst noch absehen.

B. Pupille.

In allen Wirbeltierklassen wird die Menge des in das Auge fallenden Lichtes innerhalb gewisser, bei verschiedenen Tierarten sehr verschieden weiter Grenzen durch Aenderung der Pupillenweite reguliert und dadurch eine physikalische Adaptation herbeigeführt, die von der physiologischen, durch Aenderung der Erregbarkeit des optischen Empfangsapparates bedingten, streng zu scheiden ist. Zweifellos ist die Regulierung der zur Netzhaut gelangenden Lichtmengen die erste und wichtigste, aber nicht die einzige Aufgabe der Iris; daneben hat sie noch die für die Schärfe der Netzhautbilder sehr wesentliche Funktion der Abblendung der Randstrahlen. Eine weitere fundamentale Bedeutung hat die Iris, wie ich in gemeinsam mit F. Fischer angestellten Untersuchungen (1909) nachweisen konnte, im Sauropsidenauge dadurch, daß hier die akkommodativen Gestaltsveränderungen der Linse wesentlich durch Iriswirkung zustande kommen (Genaueres s. im 3. Teile). Die Iris bildet also hier, aber nur hier, einen integrierenden Bestandteil des Akkommodationsapparates. (Daß auch bei einzelnen Säugerarten Iriskontraktion die Linsenform mit zu beeinflussen vermag, habe ich für das Fischotterauge nachgewiesen [s. d.]).

Die Verengerung der Pupille auf Lichteinfall erfolgt bei Fischen und Amphibien durch direkte Reizung der Muskelfasern des Sphincter pupillae, in den anderen Wirbeltierklassen auf reflektorischem Wege durch einen Vorgang, über den ich weiter unten eingehender berichte.

Arnold hat (1841) auf Grund der Beobachtung, daß die Aalpupille auch am ausgeschnittenen Auge bei Belichtung enger wird, zuerst die Frage einer direkten Erregbarkeit der Irismuskulatur aufgeworfen. Steinach (1891, vgl. p. 68) zeigte in eingehenden Untersuchungen, daß bei Fischen und Amphibien der Sphincter pupillae aus pigmentierten glatten Fasern besteht und daß die „kontrahierende Wirkung des

Digitized by Google

Lichtes, insbesondere der stärker brechbaren Strahlen, auf die ausgeschnittene Amphibien- und Fischiris auf einer Erregung beruht, welche das Licht auf die pigmentierten glatten Muskelfasern unter Vermittlung ihres Pigmentes geltend macht". Nach MAGNUS (1899) handelt es sich bei den fraglichen Vorgängen um einen peripheren, in der Iris selbst sich abspielenden, aber durch Nerven vermittelten Reflex, der durch Atropin aufgehoben werde, während die elektrische Erregbarkeit fortdauere. Hiergegen spricht aber die von GUTH (1901, vgl. p. 68) festgestellte Fortdauer der Lichterregbarkeit nach Atropinbehandlung sowie insbesondere der Umstand, daß im enukleierten Auge die Pupillenreaktion noch fast 2 Wochen lang, also viel länger, zu beobachten ist, als periphere Reflexe an ausgeschnittenen Organen sich zu erhalten pflegen.

STEINACH fand die Energie der Reaktion der isolierten und auch der vom Ciliarkörper getrennten Iris nach Dunkelaufenthalt des Tieres erhöht. Die Empfindlichkeit solcher dunkeladaptierter Regenbogenhäute stieg im Sonnenspektrum erst hinter der Linie C allmählich an und erreichte ihr Maximum bei E bis nahe an G. MAGNUS fand am isolierten Aalauge für die motorische Reaktion die gleiche Kurve wie für die Absorption des (bei jener Reaktion unbeteiligten) Aalsehpurpurs. Von dem bei 540—517 μμ gelegenen Maximum sank die Kurve langsam nach dem kurzwelligen, rascher nach dem langwelligen Ende bis D, von D bis C wieder weniger rasch. Die Reaktion werde nur durch Licht ausgelöst, das die Vorderseite der Iris trifft.

Der Grad der Pupillenverengerung auf Lichteinfall ist bei Fischen und bei Amphibien für verschiedene Arten sehr verschieden. Während die runde oder quer eiförmige Pupille zahlreicher Teleosteer auch bei starker Belichtung sich nur unbedeutend verengt, schließt sich z. B. bei manchen Haien selbst auf verhältnismäßig schwache Belichtung die hier angenähert schlitzförmige Pupille vollständig oder nahezu vollständig. (Ueber gewisse Einzelheiten s. u.)

Bei den höheren Wirbeltierklassen ist die Irismuskulatur im allgemeinen nicht pigmentiert; für die Wassersäuger gibt PÜTTER an, der hier sehr starke Dilatator sei pigmentiert, nicht aber der Sphinkter.

Bei Reptilien, Vögeln und Säugern stellt die Lichtreaktion der Pupille einen höchst interessanten Reflexvorgang dar. Auf die Frage nach dessen zentripetalen Bahnen, die bei Physiologen und Ophthalmologen seit langer Zeit Gegenstand eingehender Erörterungen ist, geben meine im ersten Teile mitgeteilten Versuche mehrfach neue Aufschlüsse.

Die meisten Forscher nehmen heute an, daß die durch Licht vermittelten Regungen, die zu Pupillenverengerung führen, in der Netzhaut von einer anderen Stelle ihren Ausgang nehmen, als die optischen Regungen, und daß sie dem Zentralorgan auf Bahnen zugeführt werden, die in ihrem ganzen Verlaufe von jenen für die optischen getrennt seien („Sehfasern" und „Pupillarfasern"). Demgegenüber führten mich Studien über die Physiologie und Pathologie des Pupillenspieles (1907/8) zu dem Ergebnisse, daß die motorischen Regungen von den gleichen Elementen der Netzhaut ausgehen, wie die optischen. Meine Befunde an der Vogelpupille, das Verhalten der motorischen Valenzkurven bei Belichtung mit verschiedenen Strahlen des Spektrums, der Unterschied der Kurven bei Tag- und bei Nachtvögeln, die Möglichkeit, die motorische Kurve des Nachtvogelauges durch Vorsetzen eines farbigen Glases vor letzteres jener der Tagvögel bis zu einem gewissen Grade ähnlich zu machen u. a. m., alles weist über-

Digitized by Google

einstimmend darauf hin, daß wir in den Außengliedern der Zapfen der Vögel nicht nur den optischen, sondern auch den pupillomotorischen Empfangsapparat zu sehen haben. Nachdem ich früher gezeigt hatte, daß die Tagvögel nicht nachtblind, vielmehr einer optischen Dunkeladaptation in beträchtlichem Umfange fähig sind, ergaben meine späteren Untersuchungen auch eine ausgesprochene pupillomotorische Dunkeladaptation bei diesen Vögeln.

Ferner konnte ich den auch für die allgemeine Physiologie wichtigen Nachweis führen, daß eine Regung, die unter der Wirkung des Lichtes in einem einzelnen Teile einer Neuroepithelzelle entsteht und zunächst eine mehr oder weniger große Strecke weit in einer bestimmten nervösen Bahn fortschreitet, weiterhin Regungen in zwei verschiedenen Bahnen bzw. Fasern, damit in zwei verschiedenen Zentren veranlaßt und so schließlich in zwei grundverschiedenen, aber streng gesetzmäßig voneinander abhängigen Erscheinungsformen zum Ausdrucke kommt. Ich konnte es wahrscheinlich machen, daß die dem Pupillenspiele dienenden und die zu optischen Wahrnehmungen führenden Regungen nicht, wie allgemein geglaubt wird, durchweg durch verschiedene, sondern auf mehr oder weniger weiten Strecken durch dieselbe Nervenfaser vermittelt werden. Es scheint aussichtsreich, aus solchen Gesichtspunkten die Frage nach den Bahnen des Pupillenspieles im Zentralorgan von neuem in Angriff zu nehmen.

Unter den gewöhnlichen Verhältnissen des Sehens kommt bei Sauropsiden und Säugern vorwiegend wohl nur die eben besprochene reflektorische Verengerung der Pupille in Betracht. Bei einem Teile der Wirbeltiere bleibt diese auf das belichtete Auge beschränkt („direkte" Reaktion), bei einem anderen verengt sich auf Belichtung des einen auch die Pupille des anderen Auges in angenähert gleichem Maße („konsensuelle" Reaktion). Steinach hat (1890, vgl. p. 68) gezeigt, daß direkte (aber keine konsensuelle) Reaktion bei allen durch totale Faserkreuzung im Chiasma n. opt. ausgezeichneten Tieren besteht (Amphibien, Sauropsiden und niedere Säuger bis in die Ordnung Nager); „die einseitige direkte Pupillenreaktion erweist sich als der physiologische Ausdruck totaler Kreuzung und Trennung der beiden Pupillarreflexbahnen. Erst mit dem Auftreten von Pupillarfasern im ungekreuzten Opticusbündel (höhere Säuger) erfolgt neben der direkten auch konsensuelle Reaktion". Einseitiger Pupillarreflex kommt auch bei Tieren mit teilweise gemeinschaftlichem Gesichtsfelde vor, wie z. B. Eulen, und ist daher nicht allgemein auf Trennung der Gesichtsfelder zurückzuführen.

Die vielerörterte Frage, ob bei Sauropsiden und Säugern neben der reflektorischen auch eine direkte Wirkung des Lichtes auf die Iris nachweisbar sei, wie wir sie bei Fischen und Amphibien finden, ist erst in den letzten Jahren durch schöne Untersuchungen von Hertel (1906) in positivem Sinne entschieden worden.

Hertel zeigte, daß auch nach Ausschalten der oculopupillaren Reflexbahnen (z. B. Durchschneiden des Sehnerven) auf Belichtung Pupillenverengerung erfolgt. Ultraviolettes Licht ruft bei Kalt- wie bei Warmblütern diese am leichtesten hervor, die Schwellenwerte sind hier für beide Tierklassen nicht wesentlich verschieden (wenn auch für den Warmblüter im ganzen höher), violette und blaue Strahlen erfordern höhere Intensitäten, die Schwellenwerte sind hier für die Warmblüter schon be-

Digitized by Google

trächtlich höher als für die Kaltblüter; noch größer ist der Unterschied im Grün, hier tritt beim Warmblüter die direkte Reizwirkung erst bei enormer Strahlungsintensität auf. Auch im Gelb und Rot liegen die Energiewerte für den Warmblüter beträchtlich höher als für den Kaltblüter. Der geschilderte Unterschied, der z. B. auch darin zum Ausdrucke kommt, daß die Kaltblüteriris sich schon bei Gaslicht, die Warmblüteriris nur bei elektrischem Lichte verengt, findet seine Erklärung darin, daß im Kaltblüterauge das Pigment der glatten Muskeln, das beim Warmblüter fehlt, die Aufnahme der langwelligen Strahlen erleichtert.

Der Umfang der Pupillenreaktion zeigt auch bei verschiedenen Arten einer und derselben Tierklasse zum Teile beträchtliche Verschiedenheiten. Systematische Untersuchungen fehlen, so daß ich mich auf Anführung einiger Beispiele beschränke: Unter den Säugern finden wir beim Menschen und Affen — bei ersterem wenigstens in der Jugend — lebhafte Lichtreaktion von individuell verschiedenem Umfange, beim Kaninchen ist sie ziemlich gering, bei Hund und Katze etwas lebhafter. Die mit quergestreiften Muskeln versehene Vogeliris reagiert auf Licht rascher als die Säugeriris; ihren Umfang fand ich bei Hühnern relativ geringer als bei den von mir untersuchten Nachtvögeln. Bei Reptilien fand ich die Lichtreaktion der Pupille im allgemeinen weniger ausgiebig, als bei den Vögeln, bei Krokodilen ausgiebiger als bei Eidechsen, die zum Teile nur sehr schwache Verengerung bei Belichtung zeigten. Bei Schildkröten konnte ich Lichtreaktion der Pupille überhaupt nicht nachweisen.

Die Form der Pupille zeigt in den höheren Wirbeltierklassen ziemliche Einförmigkeit, die angenähert runde oder querovale Form herrscht vor (eine vertikal-ovale beschreibt PÜTTER für (lebende) *Otaria*; beim toten Tiere ist sie kreisrund), bei Zahnwalen wird sie durch ein in der Mitte des oberen Pupillenrandes sichtbares „Operculum" bohnenförmig.

Die Schlitzform der Pupille einiger Raubtiere soll nach einer verbreiteten, zuerst von WOLFSKEHL (1882) geäußerten Meinung zur Ausschaltung eines regulären Hornhautastigmatismus von wesentlicher Bedeutung sein. Umfassendere ophthalmometrische Untersuchungen zur Stütze dieser Annahme sind mir nicht bekannt; es müßte hier der Nachweis erbracht werden, daß z. B. bei den Katzen ein regulärer Hornhaut- (bzw. Total-) Astigmatismus im allgemeinen vorhanden und größer ist, als bei verwandten Arten mit runder Pupille. Für Katzen gibt WOLFSKEHL solches in der Tat an.

Als Stütze für diese Auffassung von der Wirkung schlitzförmiger Pupillen werden auch die von JOHNSON (1909) am Seehundauge erhobenen Befunde aufgeführt: Die Pupille sei hier in Luft vertikal spaltförmig, die Refraktion betrage im senkrechten Hornhautschnitte — 4 Dioptrien, im wagerechten — 9 Dioptrien, der Astigmatismus in Luft also 5 Dioptrien. Weiterhin gibt er aber für Seehunde und Seelöwen einen Astigmatismus von 9 Dioptrien, für Wal und Delphin einen solchen von 4—4,5 Dioptrien an. In einer brieflichen Mitteilung von BEER an PÜTTER berichtet ersterer, er habe JOHNSONS Angaben bestätigen können. Nach FORTIN (1908) soll beim Chamäleon die Pupille beliebige Gestalt annehmen und so der Astigmatismus ausgeglichen werden können. —

Eine andere, meines Wissens bisher nicht berücksichtigte Bedeutung der Schlitzform mancher Pupillen könnte, wie ich glaube, darin gesehen werden, daß diese Schlitzform einen wesentlich voll-

Digitized by Google

ständigeren Lichtschutz durch Verengerung ermöglicht als die runde; sehen wir doch viele schlitzförmige Pupillen bei Belichtung sich so gut wie vollständig schließen. Diese Auffassung findet eine Stütze in dem Umstande, daß wir schlitzförmigen Pupillen insbesondere bei Tieren mit vorwiegend nächtlicher Lebensweise begegnen.

Eine eigentümliche, in ihrer Bedeutung noch nicht genügend aufgeklärte Bildung ist das „Corpus nigrum" bei Pferden, das sind die dunklen, wie kleine Träubchen erscheinenden Gebilde, die in der Regel von der Mitte des oberen Irisrandes mehr oder weniger weit in die Pupille ragen. Nach einer Angabe JOHNSONS (1909) ist das Gebilde beim wilden Esel größer und dicker als beim Pferde, bei der Gazelle fand er warzenartige Körper am oberen und oft drei kleinere am gegenüberliegenden Teile des unteren Pupillenrandes; beim Kameel seien jene am oberen Pupillenrande zu einem kammartigen Gebilde ausgewachsen, dessen Zähne in entsprechende Unterbrechungen ähnlicher Gebilde am unteren Pupillenrande greifen; beim Lama fand er 11—14 solcher Fortsätze. Bei *Hyrax capensis* (Klippdachs) endlich entwickele sich dieses Corpus nigrum zu einem nach vorn und unten gerichteten fächerartigen Gebilde, welches das Auge gegen von oben kommendes Licht schützt („Umbraculum").

Unter den Reptilien zeigen Krokodil, Gecko und manche Schlangen schlitzförmige Pupillen, also auch hier Arten mit vorwiegend nächtlicher Lebensweise. Daß letzteres für die Schlitzform der Pupille nicht ausschlaggebend ist, zeigen die durchweg runden Pupillen nächtlich lebender Schildkröten. Die runden Pupillen der meisten Reptilien liegen nicht in der Hornhautmitte, sondern etwas nach vorn unten von ihr, so daß die Irisfläche hinten oben am breitesten ist. Dies hängt mit der von uns nachgewiesenen Asymmetrie des Ciliarsystems zusammen: auch dieses zeigt hinten oben die stärkste Entwicklung, an der entsprechenden Stelle ist auch der Ringwulst der der Linse am breitesten. Aehnliches läßt sich für viele Vögel nachweisen.

Unter den Amphibien zeigen manche Urodelen angenähert runde Form der Pupille, doch findet sich in ihr oft, z. B. bei einigen Salamanderarten, gerade nach unten ein mehr oder weniger deutlicher Ausschnitt. Bei Anuren begegnen wir mehrfach querovalen Pupillen, bei der Knoblauchkröte bildet sie einen vertikalen Spalt, bei der Unke ragt von der Mitte des oberen Randes eine kleine Zacke ins Gebiet der Pupille vor, im kontrahierten Zustande bekommt letztere dadurch herzähnliche Gestalt, während sie in Ruhe stumpf dreieckig erscheint.

Größere Mannigfaltigkeit der Pupillenform zeigen die Fische, wenngleich wir auch hier der runden oder quer eiförmigen Pupille am häufigsten begegnen. Bei der Mehrzahl der Teleosteer zeigt sich die eigentümliche Erscheinung, daß die Iris die Linse nicht, wie sonst in der Wirbeltierreihe, vollständig deckt, vielmehr vielfach in einem sich vorwiegend nach vorn (= nasalwärts) erstreckenden Fortsatze der Pupille der vordere Linsenrand und ein nach vorn von ihm gelegener mehr oder weniger großer „aphakischer" (linsenloser) Raum sichtbar wird (vgl. Tafel III, Fig. 1). Bei einigen wenigen Arten findet man außer dem nasalen noch einen (schmäleren) temporalen aphakischen Raum: bei *Mugil brasiliensis* ist nach PÜTTER ein solcher nach oben vorhanden. Bei anderen Wirbeltierklassen ist bisher nur für die

Digitized by Google

grüne Ceylon-Baumschlange (*Dryophis micterizans*) ein nasal gelegener aphakischer Raum von BEER nachgewiesen. Er ist wohl im Rechte mit der Annahme, daß dieser nasale aphakische Raum der Erweiterung des Gesichtsfeldes in der Richtung nach vorn dient: durch die Ausbuchtung des vorderen Irisrandes kann ein größerer Teil der von vorn kommenden Strahlen durch die Linse zur Netzhaut gelangen, als bei unmittelbarer Berührung zwischen Iris und Linse möglich wäre.

PÜTTER (1908) glaubte, in den aphakischen Räumen eine „Einrichtung zur Nebenbelichtung" sehen zu können, durch die das Innere des Bulbus diffus erleuchtet werde. Demgegenüber zeigte ich (1911), daß die Zerstreuung des Lichtes, das an der Linse vorbei zur Netzhaut gelangt, verschwindend gering ist gegenüber jener des durch die Linse tretenden Lichtes, wodurch die fragliche Hypothese sich schon erledigt. Ich wies ferner darauf hin, daß die supponierte Nebenbelichtung für das Sehen nur nachteilig sein könnte; aber selbst wenn eine solche Lichtzerstreuung optische Vorteile hätte, wie PÜTTER annahm, wären die aphakischen Räume die ungeeigneteste Einrichtung, eine solche herbeizuführen.

Fig. 16.

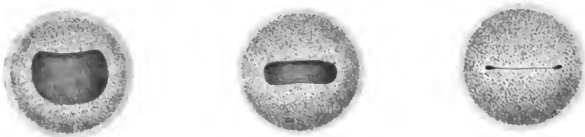


Fig. 17.

Fig. 16 u. 17. Pupillen von *Sepia* (oben) bzw. *Octopus* in verschiedenen Stadien der Verengerung (s. Text).

Eine Eigentümlichkeit, der wir unter den Fischen z. B. bei *Scyllium*, unter den Kopffüßern z. B. bei *Octopus*, *Eledone*, *Sepia* begegnen, besteht darin, daß bei Lichteinfall sich zunächst die mittleren Teile der im Dunkeln mehr oder weniger ovalen bzw. unregelmäßig hufeisenförmigen Pupille schließen, so daß in einem gewissen Stadium der Verengerung zwei gesonderte Pupillen entstehen. In Fig. 16 und 17 zeigt a eine durch Nikotin künstlich erweiterte, b eine Pupille bei mäßiger, c eine solche bei etwas stärkerer Belichtung für *Sepia* und *Octopus*; bei noch stärkerer Belichtung kommt es zu anscheinend völligem Verschlusse.

Bei den Sepien bildet die obere Hälfte der Iris eine Art Vorhang mit zwei seitlich etwas herabhängenden Zipfeln, die untere Hälfte

Digitized by Google

zeigt angenähert horizontale Begrenzung nach oben und nur der Mitte zwischen beiden Zipfeln entsprechend einen feinen, nach oben gerichteten Vorsprung. Verengt sich die Pupille, so bildet dieser Sporn mit jenen beiden Zipfeln einen angenähert völligen Verschluß der mittleren Pupillenpartien, während vorn und hinten wieder eine Oeffnung bleibt, die hier die Form eines feinen vertikalen Spaltes hat; auch dieser kann bei stärkerer Belichtung anscheinend vollständig geschlossen werden.

In diesem eigentümlichen Mechanismus, der bei Belichtung zur Bildung zweier gesonderter, nach vorn und nach hinten gerichteter Pupillen führt, dürfen wir wohl eine Anpassung an die Lebensgewohnheiten der betreffenden Cephalopodenarten sehen: Da die Mehrzahl derselben bekanntlich rasch nach rückwärts zu schwimmen pflegt, liegt für sie die Notwendigkeit vor, auch nach rückwärts deutlich zu sehen. In der Tat sieht man z. B. die in Schauaquarien lebhaft rückwärts schwimmenden *Loligo* wohl gegen die durchsichtigen Glaswände, nicht aber gegen die übrigen, durch Felsen gebildeten Wände ihres Behälters anstoßen. Zum Verfolgen des Gegners und zum Fassen der Beute aber ist scharfes Sehen nach vorn erforderlich.

Im dunkeladaptierten Cephalopodenauge rufen schon geringe Lichtreize starke Verengerung der Pupille hervor, die Bildung jener beiden kleinen Pupillen bietet also jetzt den großen Vorteil, daß ein Sehen nach vorn und hinten immer noch möglich bleibt, auch wenn der größte Teil der Pupille schon geschlossen ist. Andererseits werfen diese Eigentümlichkeiten neues Licht auf die von mir beschriebene Anordnung der nervösen Netzhautelemente, speziell des quer durch die Netzhaut ziehenden Streifs des deutlichsten Sehens (s. d.).

Auch beim *Scyllium*-Auge, dessen Pupillen sich schon in mäßig starkem Lichte nahezu vollständig schließen, bleibt zunächst noch vorn und hinten je eine kleine Oeffnung, und es ist von Interesse, daß ich auch hier einen feinen, angenähert wagerecht durch die ganze Netzhaut ziehenden Streif des deutlichsten Sehens nachweisen konnte. Entsprechend diesem Netzhautstreifen sieht man in dem dahinter gelegenen Aderhautgewebe ein starkes Gefäß, dessen Verlauf sogar am uneröffneten Auge an einer leistenartigen Vorbuchtung der Sclera kenntlich ist.

Endlich finden wir bei manchen Fischen eine eigentümliche Pupillenform, die wesentlich dadurch gekennzeichnet ist, daß die obere Irishälfte eine Anzahl ziemlich tiefer Einschnitte besitzt; dadurch entstehen bei einem gewissen Grade der Verengerung mehrere nebeneinander gelegene Einzelpupillen. Fig. 18 zeigt dieses sogenannte Operculum beim Rochen (*Raja clavata*); analogen Bildungen begegnen wir bei Pleuronektiden, bei *Uranoscopus* ist ähnliches wenigstens angedeutet. Das Operculum dient offenbar wesentlich zum Schutze gegen von oben kommendes Licht, ähnlich wie das „Umbraculum" bei *Hyrax* (s. o.).

Unter den Wirbellosen ist ein Pupillenspiel nur bei Cephalopoden nachgewiesen. Magnus hat (1902) in einer schönen Untersuchung gezeigt, daß es sich auch hier um einen hochentwickelten, nur durch optische Reize ausgelösten Reflexvorgang handelt. Die Reaktion ist auf das belichtete Auge beschränkt, die zentripetalen Regungen werden durch den Opticus zum Reflexzentrum der be-

Digitized by Google

Fig. 18. Vordere Hälfte des Auges von *Raja clavata*, von rückwärts gesehen.

treffenden Seite in den Zentralganglien geleitet; durch Reizung des zentralen Opticusendes kann man auf reflektorischem Wege Erweiterung und Verengerung der Pupillen erhalten. Mit den motorischen Fasern verlaufen auch Nerven zur Braunfärbung bzw. Entfärbung der Iris. Dem Pupillenspiele stehen zwei Sphincteren und ein Dilatator vor. (Ueber die Beziehungen zwischen Pupillenspiel bei Cephalopoden und Farbe des Reizlichtes vgl. p. 123.)

C. Tapetum.

Bei Fischen, Reptilien und Säugern begegnen wir bei mehreren Arten der merkwürdigen Einrichtung, daß hinter der Netzhaut an Stelle der hier sonst vorhandenen, gleichmäßig schwarzen, lichtabsorbierenden Schicht sich in mehr oder weniger großer Ausdehnung, vorwiegend in der oberen Netzhauthälfte oder, seltener, über den ganzen Hintergrund sich erstreckend, eine hellglänzende, meist rötliche, gelbliche oder blaugrüne Partie findet, die als Tapetum bezeichnet wird. (Für *Scyllium* und *Chimaera* gibt Franz „eine Bevorzugung des horizontalen Meridians durch starke Entwicklung des Tapetum“ an.)

Nach dem topographischen und anatomischen Befunde unterscheidet man ein Tapetum retinale und Tapetum chorioideale. Ersterem begegnen wir bei einer Reihe von Teleosteern (*Abramis brama*, *Acerina cernua*, *Alburnus bipunctatus*, *Blicca björkna*, *Bliccopsis abramorutilus*, *Evermanella atrata*), unter den Reptilien beim Krokodil. Es ist gekennzeichnet durch das Auftreten kleinster Kristalle aus Guaninkalk (Kühne) im Netzhautepithel.

Das Tapetum chorioideale findet sich bei allen Selachiern und bei zahlreichen Säugern.

Für das Selachiertapetum gibt Franz (1905) folgendes an: „Vor dem Tapetum lucidum liegt entweder eine Choriocapillaris oder kleinere Gefäße dringen von der Vasculosa der Chorioidea durch das Tapetum bis an dessen innere Fläche; das Außenblatt der Netzhaut ist stets ein einschichtiges unpigmentiertes Epithel. Das Tapetum lucidum besteht aus Kristalle enthaltenden Zellen, zwischen denen die Fortsätze einer dahinter liegenden Schicht von Pigmentzellen liegen.“

Berger schilderte (1883) das Tapetum cellulosum der Selachier als aus platten Zellen bestehend, die vollkommen mit nadelförmigen Kristallen von Guaninkalk erfüllt seien. Bei *Squatina angelus* hätten die Kristalle nicht Nadelform, sondern seien platte, meist längliche Gebilde mit 6—8 Kanten in der Flächenansicht.

Unter den Vögeln hatten Schröder van der Kolk und Vrolick ein

Digitized by Google

Tapetum für den Strauß beschrieben. SATTLER (1876) bezeichnet diese Angabe als schon deshalb unwahrscheinlich, weil hier die ganze Innenfläche der Aderhaut von einem intensiv schwarzbraunen Pigmentepithel überzogen sei. Die nach Entfernung des letzteren sichtbaren Schillerfarben erklärt er durch Interferenzerscheinungen an der hier ungewöhnlich dicken Glashaut. Eine daneben sichtbare, gleichmäßige, meergrüne oder blaue Farbe sei „nach dem Prinzip trüber Medien vor einem dunklen Hintergrund" zu erklären.

Das Säugertapetum wurde zuerst von BRÜCKE (1845) genauer untersucht. Er fand zwei wesentlich verschiedene Arten, ein aus feinen Fasern bestehendes (schon von ESCHRICHT beschriebenes) T. fibrosum bei Wiederkäuern, dem Pferde, Elefanten u. a., und ein aus glatten, mehrschichtigen, angenähert sechseckigen Zellen gebildetes T. cellulosum bei Raubtieren. M. SCHULTZE untersuchte (1871) letzteres genauer und fand die Zellsubstanz „ganz und gar aus äußerst feinen, kurzen, spießigen Kristallen bestehend, in deren Mitte der Kern persistiert". Sie bestehen „wahrscheinlich aus einer organischen Substanz, welche aber kein Eiweißstoff gewöhnlicher Art sein kann". Die Farben des Tapetum sind auch nach ihm bei beiden Arten von Tapetum Interferenzfarben, die beim T. cellulosum durch jene feinsten Kristalle, beim T. fibrosum durch die Tapetalfasern selbst hervorgerufen werden.

Demgegenüber schreibt PÜTTER (1908): „Es sind nicht Interferenzfarben durch Reflexion des Lichtes an dünnen Schichten erzeugt, dazu sind die Zellschichten bzw. Faserzelllagen viel zu dick, sondern sie beruhen überall auf der Anwesenheit doppelbrechender Mikrokristalle, die in den Zellen liegen. Unter Einwirkung von Salzsäure lösen sie sich mit Gasentwicklung (CO_2), die Farbe wird sogleich zerstört, während Verquellen und Faulen der Zellen die Farben nicht zum Verschwinden bringt."

PÜTTERS Angabe, daß die Kristalle sich bei Einwirkung von Salzsäure unter Bildung von CO_2 lösen, also wohl Kalksalze sein müßten, ist irrig. Schon SCHULTZE betonte ausdrücklich, daß die von ihm im Tapetum cellulosum gefundenen Kristalle in Salzsäure unlöslich sind. Ich fand (1911) Rindertapeta selbst nach tagelanger Behandlung mit 10-proz. HCl nicht viel anders aussehend als frische. Die Angabe, daß Kalksalze im Säugertapetum eine Rolle spielen, hatte schon HASSENSTEIN (1836) gemacht, BRÜCKE aber (1845) demgegenüber darauf hingewiesen, daß solche sich im allgemeinen nicht im Tapetum finden und jedenfalls nicht seinen Glanz bedingen können.

Ich selbst wurde durch systematische Untersuchung zahlreicher Tapeta zu dem Ergebnisse geführt, daß die Farbe des Rindertapetum eine Interferenzfarbe ist, die nicht durch kalkartige bzw. in Salzsäure unter CO_2-Bildung lösliche Kristalle hervorgerufen sein kann; ein Nachweis von Kristallen in den Fasern ist mir nicht möglich gewesen.

Auch PÜTTERS Angabe, die Faserzelllagen des Tapetum cellulosum seien zu dick zur Erzeugung von Interferenzfarben, konnte ich nicht bestätigen. Ich verglich an mit dem Gefriermikrotom hergestellten Schnitten frischer Tapeta die Faserbreite mit den Abständen eines THORPschen in Glas geritzten Gitters, dessen Striche etwa 0,00185 mm voneinander entfernt waren und das bei passender Stellung zum Lichte schöne Interferenzfarben zeigte. Dem gegenseitigen Abstande zweier Gitterstriche entsprachen bei meinen Versuchen mindestens 3—4 oder mehr Tapetumfasern. Somit sind diese letzteren durchaus fein genug zur Erzeugung von Interferenzfarben.

Digitized by Google

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die Bedeutung des Tapetum auf einer besseren Ausnützung geringer Lichtmengen infolge von Reflexion der Strahlen beruht. Dafür spricht u. a. auch, daß es sich vorwiegend in der oberen, also im allgemeinen nicht von direktem Himmelslichte getroffenen Netzhauthälfte findet. Wir begegnen ihm häufig bei Tieren mit nächtlicher Lebensweise, doch ist es nicht auf Nachttiere beschränkt und findet sich auch nicht bei allen nächtlich lebenden Tieren; Schildkröten z. B., die in ihrer Netzhaut nur Zapfen führen, aber zum Teile vorwiegend Nachttiere sind, haben kein Tapetum, wohl aber verschiedene Saurier mit stäbchenreicher Netzhaut, z. B. Krokodile. Den nächtlich lebenden Vögeln fehlt es.

Wir verdanken A. Brauer (1908) den für die Frage nach der Funktion des Tapetum bedeutsamen Nachweis, daß ein solches unter den Fischen bei keiner Tiefseeform, sondern wesentlich nur bei solchen Arten auftritt, die auch in belichtete Regionen aufsteigen. „Bei keinem einzigen Grundfisch habe ich es gefunden und ebenso fehlt es den meisten pelagischen Formen, von denen ein dauerndes Tiefseeleben angenommen werden kann, besonders denjenigen, die durch eine weitgehende Umbildung des Auges eine Anpassung an die Tiefsee zeigen, wie die Teleskopfische."

Brauer fand ein Tapetum u. a. bei *Myctophum*, einer Form, die nachts in die höheren Meeresschichten aufsteigt, und vermutet auch für andere damit ausgerüstete Arten, daß sie nicht eigentliche Tiefseefische sind. Für den mit einem chorioidealen Tapetum versehenen *Pomatomus telescopium*, der als Tiefseefisch angeführt zu werden pflegt, gibt Brauer (nach Günther) an, daß er zwischen 150 und 360 m lebe. Auch einige Selachier, wie *Chimaera* und *Laemargus*, leben nach Brauer nicht ausschließlich in der Tiefe, sondern kommen noch in wenn auch schwach belichteten Zonen vor. (Franz dagegen schreibt [1905]: „daß namentlich die in großen Tiefen lebenden Selachier ein sehr stark glänzendes Tapetum haben, wird sehr wahrscheinlich, da dasselbe bei Teleosteern, die in großen Tiefen leben, beobachtet ist.")

Brauer weist auch auf die interessante Tatsache hin, daß die einzige Tiefseekrabbe, bei der Doflein ein Tapetum fand, aus einer Tiefe von 296 m kam. Chun dagegen fand bei Tiefseedekapoden häufig, wie es scheint auch bei Grundformen, ein Tapetum, faßt dieses aber als „ein Erbteil mancher an der Oberfläche eine nächtliche Lebensweise führenden Kruster" auf.

Schon Helmholtz hatte in der ersten Auflage seiner physiologischen Optik gezeigt, daß der Teil des Lichtes, der im Menschenauge durch die Stäbchen bis zum Pigmentepithel bzw. zur Aderhaut gelangt und hier diffus zurückgeworfen wird, „wieder hauptsächlich durch dasselbe Körperchen wird zurückkehren müssen". Im Hinblicke auf die mit Tapetum versehenen Augen fügt er hinzu: „diese Funktion der Körperchen (sc. Netzhautstäbchen) scheint namentlich denjenigen Tieren, welche statt der Schicht schwarzer Pigmentzellen auf der Aderhaut eine stark reflektierende Fläche (Tapetum) haben, von Wichtigkeit zu sein. Einmal wird dadurch bewirkt, daß das Licht die empfindenden Netzhautelemente, welche es beim Einfalle getroffen hatte, bei seiner Rückkehr noch einmal trifft und erregt. Zweitens kann es rückkehrend nur dieselben, oder höchstens teilweise die nächsten Netzhautelemente treffen und sich nur zu einem kleinen Teile im Auge diffus zerstreuen, was die Genauigkeit des Sehens erheblich beeinträchtigen würde." Im wesentlichen ähnlich hatte sich früher auch Brücke geäußert.

Digitized by Google

PÜTTER hat kürzlich (1908) die Annahme geäußert, das Tapetum bewirke eine „Nebenbelichtung, die diffus, durch zerstreutes Licht das ganze Sehepithel, ja das ganze Innere des Auges mit mattem Licht erhellt"; dieses Nebenlicht soll als Kontrastapparat sowie auch dadurch wirken, daß die Nebenreize eine Erregbarkeitssteigerung herbeiführen. Eine genauere Analyse, die ich an anderer Stelle (1911) gegeben habe, zeigt die Irrigkeit der PÜTTERschen Auffassung schon vom physikalischen Standpunkte.

FRANZ meint bei Besprechung des Selachierauges, „daß das Tapetum die Aufgabe zu haben scheint, die beim Sehen bei schwachen Beleuchtungen störenden entoptischen Erscheinungen unter die Reizschwelle zu bringen".

Für das Verständnis der Funktion kann vielleicht auch der von mir (1911) erbrachte Nachweis der Fluoreszenz des Säugertapetums von Interesse sein. Von verschiedenen Methoden, diese nachzuweisen, sei hier nur eine besonders einfache angeführt: Läßt man die hintere Hälfte eines Auges mit Tapetum (z. B. vom Rind) nach Entfernung der Netzhaut trocknen, so wird das Tapetum so schwarz wie die übrige Aderhaut und ist bei gewöhnlicher Belichtung von dieser nicht zu unterscheiden. Bringt man ein solches Präparat z. B. in das ultraviolettreiche Licht einer mit Blauuviolglas (s. p. 99) versehenen Bogenlampe, so erscheinen die dem Tapetum entsprechenden Teile der schwarzen Oberfläche in ziemlich lebhaftem graugrünem Fluoreszenzlichte, die Grenze gegen die dunklen Partien ist leicht sichtbar. Bei Ausschalten der ultravioletten Strahlen durch Vorhalten einer Schwerstflintglasplatte schwindet das grüne Fluoreszenzlicht so gut wie vollständig.

Ob bzw. in welchem Umfange diese Tapetumfluoreszenz physiologisch mit wirksam ist oder ob sie nur eine zufällige Begleiterscheinung darstellt, läßt sich noch nicht sicher entscheiden. Jedenfalls ist bemerkenswert, daß die Erscheinung in angenähert gleicher Weise bei beiden in ihrer Struktur so verschiedenen Arten von Tapetum (cellulosum und fibrosum) auftritt und daß die in Betracht kommenden kurzwelligen Strahlen, die für das Säugerauge nur relativ geringen Helligkeitswert haben, durch diese Fluoreszenz in vorwiegend grünes Licht verwandelt werden, das bekanntlich für das dunkeladaptierte Auge verhältnismäßig hohen Helligkeitswert besitzt.

Es ist die Meinung vertreten worden, die Netzhaut sei nur durch Licht erregbar, das von der Glaskörperseite kommt, nicht aber durch solches, das sie in entgegengesetzter Richtung trifft; die (auf anderem Wege von STEINACH erwiesene) Irrigkeit dieser Meinung ergibt sich leicht auch aus der Betrachtung solcher Tapetumaugen: Wäre die Netzhaut nur durch von vorn kommendes Licht erregbar, so könnte das Tapetum keinerlei optischen Einfluß auf die Netzhautteile haben, hinter welchen es gelegen ist, und hätte daher nur die eine Wirkung, die Sehelemente der unteren Netzhauthälfte, die ohnehin schon durch das unter gewöhnlichen Bedingungen viel stärkere von oben kommende Licht getroffen wird, noch stärker zu belichten und somit den Belichtungsunterschied zwischen oberer und unterer Netzhauthälfte noch größer zu machen als er ohnehin schon ist; es würde dann also eine höchst unzweckmäßige Einrichtung darstellen.

D. Sehpurpur.

Die Besprechung der allgemeinen chemischen Eigenschaften des Sehpurpurs gehört nicht an diese Stelle; dagegen mögen die für die

Digitized by Google

vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes wichtigsten Tatsachen über sein Vorkommen und gewisse Verschiedenheiten seines Verhaltens bei verschiedenen Tierarten hier Platz finden.

Wir wissen seit KÜHNE (1877), daß nachweisliche Mengen von Sehpurpur nur in den Stäbchen der Wirbeltiernetzhaut vorkommen; in den Zapfen ist der Nachweis von Purpur bisher nicht gelungen; HERING hat darauf hingewiesen, daß daraus noch nicht unbedingt auf Fehlen desselben in den Zapfen geschlossen werden darf, denn schon bei mäßiger Verdünnung wird der Nachweis von Sehpurpur mit unseren heutigen Methoden unmöglich. Die Frage, ob er in den Zapfen fehlt oder hier nur in größerer Verdünnung vorkommt als in den Stäbchen, ist also noch zu entscheiden.

In fast allen Stäbchen führenden Wirbeltiernetzhäuten ist Sehpurpur nachgewiesen. Die Angabe KÜHNES, daß er in einzelnen stäbchenreichen Netzhäuten, z. B. bei der Fledermaus (*Rhinolophus hipposiderus*), fehle, haben neuere Untersuchungen von TRENDELENBURG (1904) als irrig erwiesen.

Die Frage nach dem Vorkommen von Sehpurpur in der Netzhaut von Huhn und Taube wurde zuerst von KÜHNE dahin beantwortet, daß sich hier keine nachweisbaren Mengen von Purpur finden. Er schreibt unter anderem: „Allem Anscheine nach tritt im Vogelauge der Purpur um so mehr zurück, je reicher die Retina an sonstigen beständigen Absorptionsmitteln für farbige Lichter ist, am wenigsten bei Nacht- und Raubvögeln, gänzlich bei der Taube und beim Huhn". Andere Forscher kamen nicht zu gleichen Ergebnissen. So behaupteten BOLL und ANGELUCCI das Vorkommen von Sehpurpur im Taubenauge und VAN GENDEREN STORT (1884) gab an, das Stäbchenaußenglied nehme im Dunkeln eine purpurrote Färbung an, die bei den mit $3^1/_2$-proz. Salpetersäure behandelten Präparaten in Gelb übergehe.

Da die Untersuchung auf Vorhandensein von Purpur in den Vogelaugen durch die fixen gelben und roten Farbstoffe der Oelkugeln beträchtlich erschwert wird, habe ich (1907, vgl. p. 69) im Hinblicke auf die Wichtigkeit der Frage für die uns beschäftigenden Probleme diese von neuem in Angriff genommen, indem ich die Farbstoffe der Oelkugeln durch Lösung in solchen Mitteln entfernte, die den Sehpurpur nicht angreifen, z. B. Benzol, Petroläther u. a.: Wird die getrocknete Dunkelnetzhaut eines Huhnes für einige Stunden in Benzol gebracht, so ist der Farbstoff der Oelkugeln ziemlich vollständig entfernt und die Beobachtung auf etwaige Purpurfärbung und deren Aenderung im Lichte weniger schwierig. (Purpurhaltige Dunkelnetzhäute, z. B. vom Frosch oder Rind, behalten, im Dunkeln in Benzol gelegt, tagelang ihre rote Farbe unverändert.) Ich konnte so in der Regel bei Hühnern und Tauben keine, in einzelnen Fällen eine äußerst schwache rötliche Färbung nachweisen. Nach meinen zahlreichen Beobachtungen sind in den Netzhäuten von Hühnern und Tauben höchstens Spuren von Sehpurpur nachweisbar, jedenfalls sind diese verschwindend klein gegenüber den Sehpurpurmengen beim Menschen, Rind, Frosch usw.

Andere Tagvogelnetzhäute zeigen etwas anderes Verhalten; so fand ich an der Dunkelnetzhaut des Turmfalken deutliche, wenn auch nicht sehr starke Purpurfärbung, die im Lichte rasch in blasses Gelb überging. Die Netzhaut eines Bussard, den ich nach $1^1/_2$-stündigem Aufenthalt am Sonnenlichte 30 Minuten dunkel gehalten

Digitized by Google

hatte und dann auf einer Seite enukleierte, zeigte insbesondere in ihren mittleren Partien einen schwachen rötlichen Schimmer. Das zweite Auge des Tieres wurde nach $^3/_4$ Stunden Dunkelaufenthalt enukleiert, die rötliche Farbe der mittleren Netzhautteile war hier etwas deutlicher ausgesprochen. Auch bei Gans und Ente fand ich die Netzhaut nach Entfernen der lichtbeständigen Farbstoffe zum großen Teile noch deutlich rot, die Farbe blich im Lichte allmählich aus. (Ueber weitere Einzelheiten siehe meine Abhandlung.)

Unter den Reptilien zeigen die stäbchenreichen Netzhäute der Krokodile etc. ansehnlichen Purpurreichtum. Das Verhalten der Schildkrötennetzhaut hat für uns schon wegen der von mir hier nachgewiesenen umfangreichen Dunkeladaptation besonderes Interesse. Die Angaben aller bisherigen Untersucher lauten übereinstimmend dahin, daß Sehpurpur in der Schildkrötennetzhaut nicht in nachweisbarer Menge vorkommt: KÖTTGEN und ABELSDORFF (1895) versuchten ohne Erfolg aus 16 Netzhäuten von *Emys europaea*, GARTEN (1908) aus den Netzhäuten von 10 Schildkröten (die Art ist nicht angegeben) Sehpurpurlösung zu gewinnen. KRAUSE (1892) konnte in der Netzhaut einer 8 Tage dunkel gehaltenen *Testudo graeca* keinen Purpur nachweisen.

Mit diesen Befunden steht in Einklang, daß nach sämtlichen bisherigen Untersuchungen die Schildkröte eine von Stäbchen völlig freie, reine „Zapfennetzhaut" besitzt. (Ich habe die hierauf bezüglichen Literaturangaben von SCHULTZE, HEINEMANN, KRAUSE, GREEFF und PÜTTER bei anderer Gelegenheit [1910, vgl. p. 69] ausführlich wiedergegeben.)

Der Sehpurpur zeigt nicht bei allen Wirbeltieren genau gleiches Verhalten; nach KÖTTGEN und ABELSDORFF (1895) kommen 2 Arten von Purpur vor, die eine bei den Säugern, Vögeln und Amphibien, die andere bei Fischen; erstere zeigt das Maximum der Absorption bei 500 $\mu\mu$, letztere bei 540 $\mu\mu$; der Purpur erscheint also hier etwas mehr violett als jener der übrigen Wirbeltiere. Der menschliche Sehpurpur unterscheidet sich nicht von jenem der übrigen Säuger. ABELSDORFF konnte bei verschiedenen Fischen (*Abramis brama*, *Acerina cernua*, *Lucioperca sandra*) auf deren weißlichem Retinaltapetum zum ersten Male im lebenden Auge den Purpur wahrnehmen und sein Ausbleichen unter der Wirkung des Lichtes mit dem Augenspiegel verfolgen. Ein gleiches gelang ihm unter den Reptilien beim Krokodil.

Die in den letzten Jahren viel erörterte Frage nach der Art des Ausbleichens im Lichte und nach dem Auftreten von Sehgelb dabei ist durch sorgfältige Untersuchungen GARTENS (1906) dahin entschieden, daß in der aus dem Auge entfernten purpurhaltigen Netzhaut unter der Wirkung des Lichtes unter allen Umständen sich Sehgelb bildet. Ein gleiches konnte auch am lebenden Auge nachgewiesen werden, „doch dürfte bei gewöhnlichen Belichtungsverhältnissen die vorhandene Sehgelbmenge sehr gering sein infolge der sich fortwährend vollziehenden Regeneration des entstandenen Sehgelbs zu Purpur". Die widersprechenden Angaben verschiedener Forscher sind nach GARTEN wesentlich aus der von ihm gefundenen Tatsache zu erklären, daß aus dem Sehgelb sich wieder frischer Sehpurpur bildet: „Läßt man durch langsame Bleichung dem jeweils gebildeten Sehgelb Zeit zur Regeneration, so erhält man rosa Farbentöne, bleicht man sehr schnell, so resultiert ein mehr oder weniger sattes Gelb."

Bis vor kurzem war allgemein angenommen worden, daß „bei allen Wirbellosen der Purpur fehlt" (GREEFF, 1900, vgl. p. 68). Diesen An-

Digitized by Google

gaben gegenüber konnte ich (1902) bei Cephalopoden das Vorhandensein eines dem Wirbeltierpurpur offenbar sehr nahestehenden, hochgradig lichtempfindlichen roten Farbstoffes nachweisen. Eine Rotfärbung der Netzhautstäbchen der Cephalopoden war von KROHN (1839), HENSEN und M. SCHULTZE zwar gesehen, aber nicht als lichtempfindlich erkannt worden. Eine genauere Untersuchung der Cephalopodennetzhaut, die nach der Entdeckung des Wirbeltiersehpurpurs auf KÜHNES Anregung von KRUKENBERG (1882) vorgenommen wurde, hatte negatives Ergebnis; er schreibt: „Der Stäbchenpurpur (sc. der Cephalopoden) ist nicht nur sehr resistent dem Lichte gegenüber..., sondern er erträgt auch eine ziemlich hohe Temperatur."

Meine Untersuchungen zeigen demgegenüber, daß der fragliche rote Farbstoff bei Cephalopoden nicht nur durch Licht und durch Wärme in ähnlicher Weise wie der Wirbeltierpurpur zersört wird, sondern daß er diesem offenbar auch in anderen Beziehungen sich sehr ähnlich verhält.

Es mögen an dieser Stelle auch die anderen bisher vorliegenden Angaben über das Vorkommen von Sehpurpur bei Wirbellosen Platz finden.

Für Pekten Jacobaeus erwähnte HENSEN (1878), er habe die Stäbchen gefärbt gefunden: „die Färbung war chamois, aber, wenn ich mich recht erinnere, auch bisweilen rötlich, ging aber auffallend rasch verloren; da BOLLS Untersuchungen noch nicht bekannt waren, bezog ich das Ausbleichen auf Veränderungen durch die Einflüsse der Präparation und wurde dadurch abgehalten, den Gegenstand weiter zu verfolgen". Im Hinblicke hierauf habe ich 30—40 Pektenaugen sorgfältig auf Purpur untersucht. In den meisten Augen fand ich die Netzhaut farblos, zuweilen in dickeren Schichten schwach gelblich; diese Färbung änderte sich bei Belichtung nicht. In den Hüllen des Auges fand ich stets neben dem dunkel braungelben noch ein schön zinnoberrotes Pigment, das aber sehr lichtbeständig war und gleichfalls nichts mit Sehpurpur zu tun hatte.

HESSE gab (1896, vgl. p. 160) für *Planaria torva* folgendes an: „Wenn man ein frisches Auge von *Planaria torva* zerzupft und unter dem Deckgläschen zerdrückt, so beobachtet man eine merkwürdige Erscheinung. Man sieht nämlich den im Pigmentbecher geborgenen Teil der Sehzellen deutlich rötlich gefärbt. In günstigen Fällen läßt sich nachweisen, daß dies Rot auf den Stiftchensaum beschränkt ist. Läßt man das Objekt länger unter dem Mikroskop liegen, so verschwindet die Farbe nach und nach. Es liegt die Vermutung nahe, daß wir hier einen Stoff vor uns haben, der dem Sehpurpur der Wirbeltieraugen entspricht". Auch bei *Planaria gonocephala* und bei *Dendrocoelum lacteum* sah er eine rote Färbung (die für *Dendrocoelum* LEYDIG (1864), für *Geodesmus* METSCHNIKOFF zuerst beschrieben hatte). An einer späteren Stelle der gleichen Arbeit gibt aber HESSE an: „Meine Versuche, einen Einfluß der Belichtung und Verdunklung auf die rote Färbung bei *Planaria torva* nachzuweisen, ... mißglückten", dagegen fand er bei *Polystomum integerrimum*, in dessen frischen Augen „ein schön blauer Fleck, rings umgeben von einem roten Rande" sichtbar ist, wenn die Würmer 4 Stunden der Wirkung des diffusen Tageslichtes ausgesetzt gewesen waren, „die Farben (auch das Blau) bedeutend matter, wenn sie auch nicht ganz verblaßt waren". HESSE meint, jene rote Färbung scheine für die Lichtwahrnehmung nicht

Digitized by Google

ohne Bedeutung, fügt aber hinzu: „leider erstrecken sich meine Untersuchungen darüber auf noch zu wenige Fälle, als daß ich schon allgemeinere Angaben machen könnte".

Da auch der Farbstoff, den v. Uexküll (1896, vgl. p. 160) bei seinen interessanten Untersuchungen über den Schatten als Reiz für *Centrostephanus longispinus* aus der Schale des Seeigels *Sphaerechinus* darstellte, irrigerweise als Sehpurpur bezeichnet und als solcher in der Literatur aufgeführt wird, seien hier v. Uexkülls eigene Worte wiedergegeben: „Mit dem Sehpurpur unseres Auges hat der Seeigelpurpur nichts gemein". Dies geht schon aus seinen durchaus verschiedenen chemischen Eigenschaften hervor: v. Uexküll erhielt den Farbstoff, indem er eine *Sphaerechinus*-Schale mit absolutem Alkohol auszog, — der menschliche Sehpurpur wird durch solchen sofort zerstört. Bei Säurezusatz schlägt der Seeigelpurpur ins Ziegelrote um, bei alkalischer Reaktion wird er schwärzlich, neutralisiert erhält er wieder seine alte Purpurfarbe und ist lichtempfindlich wie vorher. Die Lichtempfindlichkeit dieses roten Seeigelfarbstoffes ist auch viel geringer als jene des Wirbeltierpurpurs: Im diffusen Tageslichte kann die Zersetzung des Seeigelrot Stunden in Anspruch nehmen; selbst in der Mittagssonne eines neapolitanischen Julitages war eine weinrote Lösung des Farbstoffes nach 2 Minuten Besonnung erst hell weinrot, nach 4 Minuten rosa, leicht gelblich; der Wirbeltiersehpurpur wird durch solche Besonnung in Sekunden ausgebleicht.

Wir werden bei Besprechung des Facettenauges das Phänomen der rot leuchtenden Pupille kennen lernen (s. p. 212), die bei Belichtung weißlich und kleiner wird und dann allmählich verschwindet. Exner gibt an, er sei nicht imstande, das Verblassen des Augenleuchtens bei Tagschmetterlingen zu erklären, da er ein Schwinden des roten Farbstoffes in den Sehstäben nicht wahrnehmen konnte: die roten, fadenartigen Gebilde der Sehstäbe zeigten auch nach $^1/_4$ Stunde Besonnung keine Aenderung in der Intensität der Farbe. Demoll (1909) vermutet, daß die fraglichen ophthalmoskopischen Erscheinungen auf dem Vorhandensein eines lichtempfindlichen roten Farbstoffes beruhen und suchte diesen an Präparaten nachzuweisen, die er bei sehr schwachem roten Lichte herstellte und dann plötzlich belichtete: „Hierbei glaube ich zweimal deutlich ein Ausbleichen beobachtet zu haben." Er schließt aus seinen Versuchen, „daß in dem Facettenauge der untersuchten Schmetterlinge eine lichtzersetzliche Substanz vorhanden ist, der die Rolle eines Sensibilisators zukommt". Die nach oben sehenden, dem Lichte viel mehr ausgesetzten Facetten zeigen nach Demoll nie eine rote Farbe, es soll hier die die Reizstärke fördernde Substanz nicht vorhanden sein.

Hierzu seien folgende Bemerkungen gestattet. Demoll erwähnt, daß bei Tagschmetterlingen die durch Belichtung zum Schwinden gebrachte rot leuchtende Pseudopupille (s. u.) sich nach einer Verdunklung durch 4—6 Sekunden wieder in vollem Umfange zeige (an anderer Stelle spricht er von 15 Sekunden). Ist diese Wiederkehr der roten Pupillenfarbe durch Regeneration eines roten Farbstoffes bedingt, so muß dieser wesentlich andere Eigenschaften haben, als der Wirbeltierpurpur; denn wir wissen, daß auch im lebenden Tiere eine ausgebleichte Netzhautpartie sehr viel länger braucht, bis sie wieder Purpurfarbe zeigt, wie z. B. Abelsdorffs Versuche an Krokodilen lehren (s. o.).

Vor allem ist aber nicht zu vergessen, daß durch die phototrope Pigmentverlagerung wesentlich andere physikalisch-optische Bedin-

Digitized by Google

gungen für die Sichtbarkeit der roten Farbe im Augengrunde geschaffen werden: Ich belichtete mit dem Augenspiegel eine grellrote Papierfläche und hielt dann vor diese eine Glasplatte, auf der ich eine dünne Tuscheaufschwemmung zum Trocknen gebracht und so eine Art feinsten Schleiers erzeugt hatte. An Stelle des vorher gesehenen leuchtenden Rot ist durch diesen Schleier ein wesentlich graulicheres bzw. weißlicheres Rot, günstigen Falles ein farbloses Grau sichtbar. Die phototrope Vorwanderung des Netzhautpigmentes im Facettenauge muß bis zu einem gewissen Grade ähnlich wirken, wie das Vorschieben des feinen schwarzen Schleiers vor die rote Fläche in unserem Versuche. Die fragliche Farbänderung am Facettenauge bei längerem Spiegeln kann somit noch nicht als Beweis für das Vorhandensein eines lichtempfindlichen purpurähnlichen Farbstoffes im Insektenauge gelten.

In vielen Versuchen an Nachtschmetterlingen sah ich stets, daß bei Bestrahlung mit einem lichtstarken elektrischen Augenspiegel die rote Pupille eines dunkel gehaltenen Tieres etwa $^1/_2$ Minute rot bleibt und dann, bei allmählicher Abnahme der Lichtstärke und Größe des leuchtenden Feldes, weißlich wird; umgekehrt war die Pupille, wenn sie an einem Helltiere nach etwa 10—20 Minuten Dunkelaufenthalt zuerst wieder anfing sichtbar zu werden, zunächst blaß und weißlich. Solche Beobachtungen lassen die Deutung zu, daß die Pigmentstellung auf die Farbe, in welcher der Hintergrund des Nachtschmetterlingsauges gesehen wird, von wesentlichem Einflusse sein kann; jedenfalls darf eine solche Möglichkeit nicht unberücksichtigt bleiben.

Bedenkt man weiter, daß es mit den in den letzten 30 Jahren ausgearbeiteten Methoden verhältnismäßig leicht ist, den Vertebratenpurpur nachzuweisen, so wäre es befremdlich, wenn ein ähnlicher, im Facettenauge etwa vorhandener Farbstoff früheren Beobachtern ganz entgangen wäre. KÜHNE schrieb in seinen Untersuchungen über Sehen ohne Sehpurpur (1878): „Indem ich nach purpurreichen Sehorganen suchte und die großen Sehstäbe des Flußkrebses vornahm, fand ich deren Farbe zu meiner Ueberraschung in so geringem Grade lichtempfindlich, daß bei diesem Auge jeder Gedanke an Verallgemeinerung der bis jetzt am Sehpurpur der Wirbeltiere festgestellten Vorgänge schwinden mußte". Der Farbstoff erschien purpurviolett und zeigte trotz stundenlanger Belichtung keine Abnahme. Unter den Insekten hatte für *Locusta viridissima* CHATIN das Vorhandensein eines sehpurpurähnlichen Stoffes angegeben, doch zeigte KÜHNE, daß die fragliche rote Färbung „in Wahrheit nicht weniger indolent ist, als die der Krebse". Ich selbst hielt mehrere Exemplare von *Sphinx ligustri* einige Stunden vollständig dunkel, präparierte dann die Augen möglichst rasch bei dem roten Lichte einer photographischen Lampe, und belichtete sie erst, nachdem ich sie zunächst bei schwachem Tageslichte unter das Mikroskop gebracht hatte; ich konnte keine Aenderung der bräunlich- bis bläulichroten Farbe wahrnehmen, die an den zerzupften Elementen leicht sichtbar war.

Aus dem Gesagten ergibt sich, in welcher Richtung neue Versuche zur Beantwortung der Frage nach dem Vorkommen von Sehpurpur im Arthropodenauge anzustellen sein werden.

Digitized by Google

E. Pigmentwanderung; Veränderungen am Neuroepithel.

Nachdem zuerst CZERNY (1867), später BOLL und KÜHNE (1877) die unter dem Einflusse des Lichtes eintretende Wanderung des Netzhautpigmentes am Froschauge verfolgt hatten, wandte das Interesse der Forscher sich in erster Linie dem Studium der sichtbaren Lichtwirkungen an der Netzhaut zu; die Hoffnung, auf diesem Wege auch auf Fragen nach der Lichtwahrnehmung Antwort zu erhalten, hat sich bisher nicht erfüllt.

Eine vollständige Aufzählung der Ergebnisse zahlreicher mühsamer Arbeiten auf dem weiten Gebiete kann hier nicht unsere Aufgabe sein; wir wollen versuchen, einen Ueberblick wenigstens über jene Fragen zu gewinnen, die für die Lehre vom Sehen der Tiere von Interesse werden können [1]).

Der Frage nach einer etwaigen funktionellen Verschiedenheit von Stäbchen und Zapfen trat zuerst M. SCHULTZE (1866) näher, indem er den Gedanken aussprach, daß die Stäbchen den Licht- und Raumsinn, die Zapfen daneben auch noch den Farbensinn vermitteln. Die Zapfen sollten gewissermaßen eine höhere Entwicklungsstufe der Stäbchen bilden, letztere seien, „wie sie in physiologischer Hinsicht die einfacheren Elemente darstellen, auch in phylogenetischer Beziehung das Primäre, aus dem sich die Zapfen allmählich ausgebildet haben". Diese Anschauungen, welchen man sich später vielfach angeschlossen hat, stützte SCHULTZE, abgesehen von der Abnahme unseres Farbensinnes nach der Netzhautperipherie zu, wesentlich auf vergleichend-anatomische Daten, insbesondere das Ueberwiegen der Stäbchen bei Dunkeltieren (Igel, Fledermaus, Eule etc.) gegenüber dem Stäbchenmangel bei ausgesprochenen Tagtieren, wie Eidechsen und Schlangen [2]).

Andererseits wies ich bereits darauf hin, daß SCHULTZES Betrachtungsweise heute eine gewisse Einschränkung erfahren muß, nachdem sich gezeigt hat, daß manche Tiere, wie z. B. Schildkröten, trotz anscheinend völligen Mangels an Stäbchen zum großen Teile ausgesprochene Nachttiere sind.

Der an SCHULTZES Anschauungen anknüpfenden Hypothese PARINAUDS von der angeblichen Adaptationsunfähigkeit der Zapfen ist durch den von mir erbrachten Nachweis ausgiebiger adaptativer Aenderungen bei Tagvögeln und Schildkröten die wesentliche der vergleichenden Physiologie entlehnte Stütze genommen. —

Von den sichtbaren Aenderungen, die das Licht an den Netzhautzapfen hervorruft, hat die von VAN GENDEREN STORT (1884/87) entdeckte Verkürzung und Verdickung des Zapfeninnengliedes bei Belichtung (daher die Bezeichnung „Myoid") besonderes Interesse. Der Umfang dieser Verkürzung ist bei Fischen und Amphibien beträchtlich, er kann bei ersteren 90 Proz. und mehr, bei Fröschen über 50 Proz. der Gesamtlänge betragen. Beim Aal ist ein Unterschied in der Zapfenstellung des Hell- und Dunkelauges nicht nach-

1) Eine vortreffliche, an wertvollen eigenen Beobachtungen reiche Bearbeitung des Gebietes verdanken wir GARTEN (1908).

2) Für Tiefseefische fand A. BRAUER (1908) bei einigen wenigen Arten, deren Verbreitungsgebiet aber vielleicht noch in die Lichtzone reicht, neben den Stäbchen auch Zapfen, wenn auch in verhältnismäßig geringer Zahl, bei allen anderen Tiefseefischen ausschließlich Stäbchen; das gleiche gilt für Selachier und, nach PÜTTER, auch für die Wassersäuger.

Digitized by Google

weisbar, die Zapfen werden hier stets dicht über der Limitans gefunden.

Versuche über die Wirkung farbiger Lichter (spektraler und Glaslichter) auf die Zapfenstellung wurden bisher nur von PERGENS (1899) angestellt. Die Zapfenkontraktion trat bei Bestrahlung mit jeder Farbe auf und war bei geringer Intensität im Blau am schwächsten; sie war nicht spezifisch für bestimmte farbige Reizlichter und nahm im großen und ganzen mit der Lichtintensität zu. Gegenüber Versuchen, diese Zapfenkontraktion mit der Farbenwahrnehmung in Zusammenhang zu bringen, ist angesichts meiner früher mitgeteilten Ergebnisse darauf hinzuweisen, daß diese Kontraktion von der Farbenwahrnehmung jedenfalls innerhalb weiter Grenzen unabhängig sein muß.

GARTEN zeigte (zusammen mit WEISS), daß unter den Bedingungen des Dämmerungssehens, also bei so schwacher Belichtung, bei der wir noch keine Farbe wahrnehmen, bei Fischen die Zapfen bereits deutliche Kontraktion zeigen, während der Purpurreichtum der Netzhaut nicht merklich herabgesetzt ist.

HERTEL (1911) fand an isolierten Netzhäuten von Fröschen und Fischen die Zapfenkontraktion noch auslösbar durch Licht von 226 $\mu\mu$. Im Auge selbst war sie noch sicher nachweisbar bei 396 $\mu\mu$, bei 330 $\mu\mu$ war eine indirekte Erregung durch Fluoreszenzlicht möglich; andererseits war noch Licht von höchstens 830 $\mu\mu$ wirksam. HERTEL schließt aus seinen Versuchen, daß die Zapfenkontraktion nicht eine zufällige Begleiterscheinung, sondern mit dem Sehprozeß eng verknüpft sei.

Viel geringfügiger als bei Fischen und Amphibien ist die Myoidverkürzung bei Reptilien. ENGELMANN fand sie bei der Ringelnatter sehr gering, bei *Testudo* zweifelhaft, das gleiche gibt GARTEN auf Grund besonders sorgfältiger Beobachtungen für das Chamäleon an.

Unter den Vögeln haben wir beim Huhn nach im wesentlichen übereinstimmenden Angaben von VAN GENDEREN STORT und GARTEN in dem vorwiegend oder ausschließlich Zapfen führenden hinteren oberen Netzhautbezirke nur sehr geringe Zapfenverkürzung; aber schon wenige Millimeter von dieser Stelle entfernt ist sie etwas ausgesprochener, am ausgesprochensten nach den Messungen des ersteren Autors im stäbchenreichsten Teile; in den stäbchenreichen Eulennetzhäuten fand GARTEN recht beträchtliche Zapfenverkürzung.

Von Untersuchungen an Säugern erscheinen die VAN GENDEREN STORTS in der Methodik nicht einwandfrei, dagegen hat GARTEN am Affen mühsame und sorgfältige Messungsreihen vorgenommen, die ihn zu dem Schlusse führten: „Es erscheint wahrscheinlich, daß ein kleiner Rest von Kontraktilität der Zapfen erhalten bleibt, aber derselbe ist so gering, daß zu einer sicheren Entscheidung noch ein umfangreicheres Material zu untersuchen wäre; eine größere physiologische Bedeutung dürfte aber diese jedenfalls minimale Bewegung kaum mehr besitzen."

Die Bedeutung der geschilderten Vorgänge wird etwas verständlicher durch einen Ueberblick über die Aenderungen, die das Licht in den Pigmentepithelzellen hervorruft. Auch diese „phototrope Pigmentwanderung" zeigt, im großen und ganzen ähnlich wie die Zapfenkontraktion, bei den Fischen den größten Umfang, ist auch bei vielen Amphibien, wenn auch geringer, so doch noch ziemlich beträchtlich,

Digitized by Google

dagegen bei Reptilien, Vögeln und Säugern nur unbedeutend, zum Teile überhaupt nicht sicher nachweisbar.

Ich habe früher (1902) für das Aalauge gezeigt, daß hier bei Belichtung nahezu alles Pigment sich an der Limitans externa anhäuft, so daß der größte Teil der Stäbchen fast ganz pigmentfrei aus der nach innen verschobenen Pigmentmasse hervorragt (vgl. Fig. 19). (Aehnliche Bilder erhielt später GARTEN bei Flußaal und Weißfisch.) In anderen Augen ist die Vorwanderung des Pigments weniger ausgiebig, wie z. B. Fig. 20 nach dem belichteten Auge einer *Scorpaena*

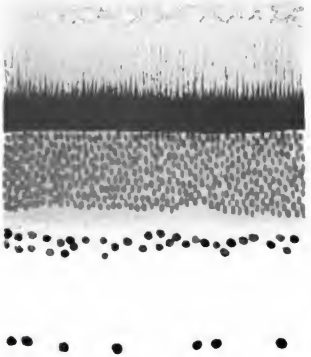


Fig. 19.

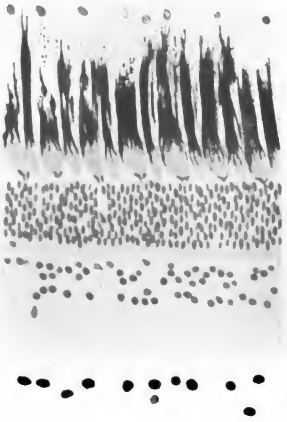


Fig. 20.

Fig. 19. Schnitt durch die Netzhaut eines lange belichteten Aalauges; der größte Teil des Pigments ist bis zur Limitans vorgewandert.
Fig. 20. Schnitt durch das belichtete Auge einer *Scorpaena scrofa*.

zeigt. Bei diesem letzteren Fische lassen sich, wie zuerst BEER sah, die Verschiedenheiten der Pigmentstellung bei Hell- und Dunkeltieren sogar mit dem Augenspiegel im lebenden Auge nachweisen. Wie VAN GENDEREN STORT fand und ich bestätigen kann, ist die am Lichtauge leicht sichtbare, durch vorgewandertes Pigment bedingte regelmäßige Zeichnung des Augenhintergrundes im Dunkelauge nur schwach oder gar nicht zu sehen. BRAUERS (1908) interessante Studien an pelagischen Tiefseefischen ergaben, daß hier die Fähigkeit der phototropen Wanderung zwar bei jungen Tieren noch nachweisbar, aber bei älteren, bei welchen die Pigmentfortsätze sich immer mehr verkürzen, verloren gegangen ist, so, daß hier das Pigment dauernd in

Digitized by Google

Dunkelstellung bleibt. Bei *Benthobatis* fand sich überhaupt kein Pigment.

Das Vorhandensein von Pigment „bei fast allen Tiefseefischen und ebenso bei Tiefseecephalopoden, und zwar nicht nur in wohlausgebildeten, sondern auch in rudimentären Augen" zeigt ebenso wie der Pigmentschwund bei Tapetumaugen, wie BRAUER mit Recht betont, „daß die Pigmentbildung und der Pigmentschwund, progressive und regressive Entwicklung des Auges nicht durch den direkten Einfluß des äußeren Faktors ‚Lichtarmut' erfolgt, sondern innere Faktoren hier wirken, allerdings auf Grund einer Einwirkung von äußeren".

Besonderes Interesse bieten die Verhältnisse der Pigmentwanderung in tapetumhaltigen Fischaugen, z. B. beim Bley (*Abramis brama*), wo schon H. MÜLLER das Vorhandensein des Tapetums allein in der oberen Netzhauthälfte damit in Verbindung brachte, „daß den Fischen vom Boden der Gewässer wohl nur schwächeres Licht zukommt".

EXNER und JANUSCHKE (1905) zeigten (ebenso später GARTEN), daß hier im belichteten Auge das die Zellen erfüllende Guanin in den scheinbar kolbig endenden Pigmentepithelfortsätzen bis zu den Zapfenellipsoiden vorrückt, und daß diese Fortsätze sich bei Belichtung verlängern. Zugleich schiebt sich „das Pigment zwischen den Guaninmassen nach vorwärts, um namentlich die Zapfenaußenglieder dichter zu umhüllen" (GARTEN). Vielleicht rücken gleichzeitig auch bei Belichtung Guaninkörnchen dem Strome des Pigmentes entgegen nach der Sclera zu.

FRANZ machte (1906, vgl. p. 285) gelegentlich einer eingehenden Beschreibung des bei allen Selachiern vorhandenen Tapetums die Angabe, daß bei Belichtung von *Acanthias* „in kurzer Zeit der Glanz und die Farbe des Tapetums schwindet, der Augengrund gleichmäßig schwarz wird. Dies erklärt sich offenbar daraus, daß die Pigmentzellenfortsätze, die ich in meiner früheren Arbeit im Tapetum der Selachier beschrieb, sich ausgedehnt und sich an der Innenseite des Tapetums ausgebreitet haben".

KÜHNE und SEWALL (1880) gaben für den Bley, ABELSDORFF für das Krokodil an, daß in der pigmentierten unteren Netzhauthälfte dieser Tiere keine Pigmentwanderung nachweisbar sei. EXNER und JANUSCHKE sowie GARTEN wiesen aber für den Bley in dessen unterer Netzhauthälfte sowohl Zapfenkontraktion und Stäbchenstreckung als auch Pigmentwanderung bei Belichtung nach. GARTEN gibt an, es scheine für diesen guaninfreien Teil „charakteristisch zu sein, daß schon unter den Bedingungen des Dämmerungssehens nicht nur die Zapfen verkürzt, sondern auch das Pigment wie im Hellauge vorgeschoben ist". Prinzipiell wichtig ist ferner die von GARTEN hervorgehobene Tatsache, daß in zapfenfreien, sogenannten reinen Stäbchennetzhäuten auch bei Fischen die Stäbchenwanderung gering ist oder ganz fehlt, z. B. bei Haien. Beim Krokodil fehlt die Pigmentwanderung nach den übereinstimmenden Angaben von ABELSDORFF und von GARTEN in allen Teilen der Netzhaut.

Die phototrope Pigmentwanderung beim Frosche ist zwar in ihren wesentlichen Zügen seit den Untersuchungen von KÜHNE, ANGELUCCI, FICK u. a. bekannt, doch herrscht in verschiedenen Fragen noch keine Uebereinstimmung. Mehrfach wurde darauf hin-

Digitized by Google

gewiesen, daß selbst dicht nebeneinander gelegene Netzhautstellen ein wesentlich verschiedenes Verhalten des Pigments zeigen können; beim Frosche fand ich (1911) in dem wagerecht durch die Netzhaut ziehenden Streifen des deutlichsten Sehens, der wesentlich längere und feinere Stäbchen besitzt als die Umgebung, das Pigment viel spärlicher als oben und unten davon; ein gleiches hatte früher CHIEVITZ (1889) angegeben, nach A. E. FICK (1891) sollten die mittleren und unteren Netzhautteile größeren Pigmentreichtum zeigen. Im Lichtauge ist das Pigment im Streifengebiete weiter vorgewandert, im Dunkelauge oft etwas mehr nach der Basis zurückgezogen als in der Nachbarschaft. Nach starker Belichtung fand ich es im Streifengebiete oft bis zur Limitans externa vorgewandert, was im Hinblicke auf eine gegenteilige Angabe von HERZOG (1905) hervorzuheben ist.

In der Tritonen netzhaut, die neben den Zapfen auch „Stäbchen mit kegelförmigen Außengliedern" besitzt, reicht das Pigment schon im Dunkelauge bis zu den Ellipsoiden; der Umfang seiner phototropen Verschiebung ist hier verhältnismäßig gering.

Die Angaben über phototrope Pigmentwanderung bei Reptilien stimmen nicht überein: BOLL und ANGELUCCI (1882) konnten in den stäbchenlosen Netzhäuten der Eidechse (wie auch in der stäbchenlosen Zone der Taubennetzhaut) keine Pigmentwanderung nachweisen. ANGELUCCI ließ früher (1878) die Frage, ob bei der Schildkröte Pigmentwanderung vorkomme, unentschieden, später (1894) beschrieb er eine solche für *Testudo marina*, wo er sie aber weniger ausgesprochen fand als beim Frosche. GARTEN (1908) konnte bei *Lacerta*, *Emys*, *Chamaeleon* kein für Pigmentwanderung sprechendes Präparat finden. Für die Eidechse beschrieb CHIARINI (1906) deutliche Pigmentverschiebung unter dem Einflusse des Lichtes.

Ich fand (1911), daß in den verschiedenen Teilen des Eidechsenauges das Pigment unabhängig vom Lichteinflusse verschiedene Stellung zeigen kann und z. B. auch im Dunkelauge an der Stelle des deutlichsten Sehens beträchtlich mehr nach innen vorgeschoben erscheint als in der Umgebung. Daher können die Angaben jener Beobachter, die diese regionären Verschiedenheiten der Netzhaut nicht kannten bzw. nicht berücksichtigten, für die Frage nach der phototropen Pigmentwanderung im Eidechsenauge nicht herangezogen werden. Ich habe Schnitte durch die Augen einer 22 Stunden dunkel gehaltenen, einer 2 Stunden besonnten und einer längere Zeit bei gedämpftem Lichte gehaltenen *Emys europaea* angefertigt. Die Stellung des Pigments war in den drei Augen nicht merklich verschieden, insbesondere ragte auch in dem lange dunkel gehaltenen das Pigment (ähnlich wie z. B. bei Hühnern) zwischen den Zapfen ziemlich weit nach innen, so daß die Außenglieder von einem Pigmentmantel allseitig umhüllt waren.

Für die Tagvögel wird eine unbedeutende Pigmentwanderung angegeben, die an den stäbchenärmsten Stellen am geringsten sei. Im stäbchenfreien Teile ist nach KRAUSE und ANGELUCCI Pigmentwanderung zweifelhaft, nach VAN GENDEREN STORT aber vorhanden. Bei Nachtvögeln läßt sich eine nicht unbeträchtliche Pigmentwanderung nachweisen, wie z. B. die umstehenden Abbildungen (Fig. 21) nach Präparaten zeigen, die ich vom Steinkauz erhielt.

Bei Versuchen am Säugerauge gelang es mir (1902) nicht, eine nennenswerte phototrope Pigmentverschiebung einwandfrei nachzu-

Digitized by Google

weisen. In gleichem Sinne äußerte sich später GARTEN, der bei verschiedenen Säugern „nie eine auffallende Veränderung im Pigmentepithel feststellen konnte". In Bestätigung einer Beobachtung KÜHNES fand er beim Affen im Hellauge in der Regel festeres und ausgebreiteteres Haften des Pigmentepithels an der Netzhaut als im Dunkelauge (was nicht notwendig Folge einer Vorwanderung sein muß, sondern möglicherweise auch durch geringe Aenderungen in der Konsistenz der Sehzellen oder ähnliches bedingt sein könnte).

Von den Ansichten über die Bedeutung der wesentlichsten hier in Rede stehenden Aenderungen, die das Licht in der Netzhaut hervorruft, sei die GARTENsche als die meines Erachtens am besten begründete mit seinen Worten angeführt:

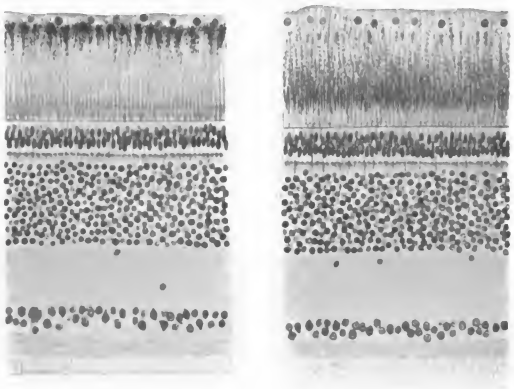


Fig. 21 *D*. Fig. 21 *H*.

Fig. 21. Netzhaut vom Steinkauz. *D* Dunkelauge, *H* Hellauge.

„Beruht nun die Bedeutung des Pigments, wie ich vermute, darin, daß von stark lichtbrechenden Körpern, d. h. im allgemeinen von Zapfen, die seitliche Ausbreitung des Lichtes in der Außengliederschicht verhütet wird, so wird zu fordern sein, daß die jeweilige Entwicklung und Bewegungsfähigkeit des Pigments in der ganzen Tierreihe in der Hauptsache durch Form und optische Beschaffenheit der in der Netzhaut vorhandenen Zapfen gegeben ist. Andererseits — und das würde der Ansicht von EXNER und JANUSCHKE sowie HERZOG nahe kommen — sind durch sehr niedrige Intensitäten (nicht der nach dem menschlichen Auge bestimmten Dämmerung) die Zapfen nicht mehr reizbar, und dann räumen sie den Stäbchen das Feld. Während die Zapfenkontraktion selbstverständlich die Bedeutung hat, den optischen Apparat der Zapfen der in der Gegend der Limitans externa gelegenen Bildebene möglichst anzunähern, ist die Zapfen-

Digitized by Google

streckung für den Stäbchenapparat von besonderer Wichtigkeit. Nach erfolgter Zapfenstreckung besteht die Stäbchenschicht jetzt nur aus gleichmäßigen, zylindrischen, stark lichtbrechenden Gebilden, die in einer schwach lichtbrechenden Masse eingebettet liegen. Und nun kann ohne Gefahr einer zu starken Lichtausbreitung das Pigment sich zurückziehen. Jetzt findet selbst das zwischen die Stäbchen gelangende Licht schließlich noch einen Weg in die benachbarte lichtperzipierende Stäbchensubstanz [1]). Kommt hinter den Stäbchen gar noch eine, das Licht gut reflektierende Masse hinzu, so dürften nach dem Stand unserer Kenntnisse sämtliche Hilfsmittel zur Ausnutzung schwächster Intensitäten für den Sehakt erschöpft sein." —

Es ist wiederholt angegeben worden, daß das Pigment bei Bestrahlung an Menge abnehme, z. B. von PERGENS (1896) für *Leuciscus*, von CHIARINI für diesen und für den Frosch. Andere Autoren, wie VAN GENDEREN STORT, kamen nicht zu gleichem Ergebnisse. Die von mir früher abgebildeten Schnitte durch Augen der Eidechse, des Stichlings und der Schwalbe lassen erkennen, daß bei allen diesen Tieren nahe beieinander gelegene Netzhautstellen beträchtlich größere Verschiedenheiten der Menge ihres Pigments zeigen können, als bisher in der Regel angenommen wurde. E. FICK hat (1889, 1891) solche Verschiedenheiten beim Frosch eingehender beschrieben, auf die früher auch ANGELUCCI (1878) hingewiesen hatte. Für das Chamäleon gab H. MÜLLER an, daß das Pigment in der Fovea dunkler, die Fortsätze länger, die Verbindung mit den Zapfen fester sei (Aehnliches wird von GREEFF für das Menschenauge angegeben). Untersuchungen, die die Tatsache der regionären Verschiedenheiten der Menge des Pigmentes nicht genügend berücksichtigen, können eine bestimmte Antwort auf die Frage nach etwaiger Abnahme desselben unter dem Einflusse des Lichtes nicht wohl geben. Auch auf individuelle Verschiedenheiten des Pigmentreichtums im Netzhautepithel, wie ich sie bei Vögeln beobachtete, muß bei vergleichenden Untersuchungen entsprechend geachtet werden.

Während bei manchen Fischen, wie wir sahen (vgl. Fig. 19), die Pigmentwanderung so stark sein kann, daß alles Pigment aus den Zellkörpern heraus und in die Fortsätze wandert, so daß das äußere Drittel der Stäbchen wieder fast pigmentfrei hinter der Pigmentzone sichtbar wird, ist ein gleiches schon beim Frosche nicht mehr der Fall: in der ganzen, außerhalb des mittleren Streifs gelegenen Netzhaut bleiben die Pigmentzellkörper selbst auch nach lange fortgesetzter Belichtung noch pigmenthaltig, im Gebiete des Streifs des deutlichsten Sehens aber ist der Zellkörper auch nach langem Dunkelaufenthalte nur schwach pigmenthaltig. Innerhalb des Streifengebietes wandert das Pigment im Froschauge bei Belichtung und bei Verdunklung in anderem Tempo als in der übrigen Netzhaut (FICK); ähnliches konnte ich (1905) auch für den Streifen des deutlichsten Sehens im Cephalopodenauge nachweisen (s. u.). —

Aeltere Untersucher (KÜHNE [1879] u. a.) gaben an, daß man in der Pigmentzelle des Frosches zweierlei Pigmentarten, ein amorphes und ein kristallinisches Fuscin, unterscheiden könne, was neuerdings von HERZOG (1905) in Abrede gestellt wird. An meinen Präparaten

1) Dieses wäre der einzige Beitrag, den das rückwandernde Pigment bei niederen Tieren für die D-Adaptation liefert!

Digitized by Google

von Froschaugen läßt sich bei Untersuchung mit Immersion unschwer zeigen, daß das vorwandernde Pigment vorwiegend oder ausschließlich aus feinsten Nadeln besteht, während das im Zellkörper zurückbleibende vorwiegend kuglige bzw. körnige Form hat. Dieser Unterschied zwischen „stabilem" und „mobilem" Pigment ist im Streifengebiete besonders leicht sichtbar, dagegen in den Seitenteilen der Netzhaut infolge des hier viel dichter liegenden Pigments oft weniger deutlich. Bei einigen von mir untersuchten Fischen fand ich fast ausschließlich mobiles und kein oder fast kein stabiles Pigment, dagegen waren bei Cephalopoden beide Pigmentarten unschwer gesondert wahrzunehmen. —

Von weiteren unter dem Einflusse des Lichtes in der Pigmentepithelzelle auftretenden Veränderungen hat die folgende physiologisches Interesse. KÜHNE sah, in sehr auffallender Weise beim Waldkauz, die Oeltropfen, die man hier in der Pigmentzelle leicht wahrnimmt, bei den Dunkelaugen „von bedeutendem, den Zellenhut fast ausfüllendem Umfange und sehr blasser, fast strohgelber Farbe", beim Hellauge „ausschließlich in Gestalt kleiner und kleinster Tröpfchen von überall intensiv zitrongelber Farbe, deren meist 4—10 dicht zusammen liegen". Diese Angaben wurden neuerdings von GARTEN bestätigt und erweitert.

Die Frage nach der Erregbarkeit des phototropen Pigmentes durch elektrische Ströme wird verschieden beantwortet. Eine frühere Angabe von ENGELMANN (1885), wonach mäßig starke Induktionsschläge Lichtstellung der Zapfen und des Pigmentepithels beim Frosche hervorrufen sollen, wurde von LEDERER (1909, zit. nach GERTZ) nachgeprüft und dabei keinerlei Wirkung der Elektrizität auf die Pigmentzellen gefunden; ein gleiches stellte GERTZ (1911) für das Pigment von *Abramis* fest. Das Pigment im Facettenauge zeigt nach v. FRISCH analoges Verhalten (s. d.). FUJITA (1911) sah nach elektrischer Reizung der Augen von Hellfröschen am lebenden Tiere „ein unbedeutendes, aber doch unzweifelhaftes Zurückziehen des Pigmentes". Teilweises Zurückziehen desselben, besonders in der Peripherie, beobachtete er auch bei Weißfischen, doch war dies noch weniger deutlich als bei Fröschen und jedenfalls unwesentlich.

ENGELMANN hatte angegeben, daß Zapfen und Pigment im Froschauge auch dann in Lichtstellung übergingen, wenn das Auge dunkel gehalten und nur Rücken und Beine bestrahlt würden. FUJITA dagegen fand bei entsprechenden Versuchen stets vollständige Dunkelstellung. Die Angabe ENGELMANNS, daß Bestrahlung eines Auges zu Hellstellung auch im anderen Auge führe, wurde von A. E. FICK (1891) nachgeprüft aber nicht bestätigt. In Uebereinstimmung mit FICK kam auch FUJITA (1911) bei mannigfach variierten Versuchen zu dem Ergebnisse, daß eine im nicht bestrahlten Auge gefundene Hellstellung auf kleine Mengen zerstreuten Lichtes bezogen werden müsse; bei sorgfältiger Vermeidung solcher fand auch er, daß nur das direkt bestrahlte Auge Hellstellung, das andere, gut dunkel gehaltene aber Dunkelstellung zeigt.

KÜHNE und HORNBORSTEL beschrieben eine Volumsänderung an den Stäbchen, die bei genügend langer Belichtung verdickt, im Dunkeln wieder schmäler werden sollten; diese Angaben stammen aus einer Zeit, zu der man die großen Verschiedenheiten der Dicke der Stäbchen an den verschiedenen Stellen der Froschnetzhaut noch nicht kannte. Da diese Verschiedenheiten selbst für nahe beieinander gelegene Partien größer als die größten Verschiedenheiten sind, die KÜHNE für Hell- und für Dunkelstäbchen fand, dürfen wir meines

Digitized by Google

Erachtens in jenen Angaben einen Beweis für den Einfluß des Lichtes auf die Stäbchendicke noch nicht erblicken. Doch fand beim Salamander auch GARTEN die Stäbchen der Hellnetzhaut etwas kürzer und dicker als jene der Dunkelnetzhaut; die Unterschiede waren indessen sehr unbedeutend.

Von den Angaben über Lageänderung der Stäbchen unter dem Einflusse des Lichtes ist die wichtigste die zuerst von VAN GENDEREN STORT gesehene Stäbchenstreckung durch Licht; eine solche, der Zapfenkontraktion entgegengesetzte Bewegung fand auch GARTEN bei den Stäbchen der Taube, dagegen nicht bei Nachtvögeln, wo im Gegenteil die Zapfenkontraktion recht beträchtlich ist (s. o.). Eine sehr starke Streckung der Stäbchen im Lichte zeigen (GARTEN) alle Fische, deren Netzhäute neben jenen gleichzeitig auch Zapfen besitzen; auch beim Aal, dessen Zapfen unbeweglich sind, rücken die Stäbchen bei Belichtung nach außen. Bei Selachiern (*Scyllium*, *Torpedo*), deren Netzhäute nur Stäbchen besitzen (SCHULTZE), fand GARTEN bei Belichtung keine Lageänderung an den Innengliedern.

Außer den bisher besprochenen hat man Veränderungen auch an anderen Teilen der nervösen Netzhaut unter der Wirkung des Lichtes auftreten sehen; sie sind aber durchweg viel geringer als jene, zum Teile noch strittig; da sie auch für die Physiologie des Gesichtssinnes von untergeordneter Bedeutung scheinen, beschränke ich mich auf eine kurze Aufzählung der einschlägigen Daten.

An den Außengliedern der Zapfen beschrieb ANGELUCCI (1882) Verkürzung und Verdickung im Licht, GARTEN kam bei Nachprüfung dieser Angaben an Fischaugen nicht zu entscheidenden Ergebnissen. An den Zapfenellipsoiden fand BIRNBACHER (1894), wie früher VAN GENDEREN STORT, bei Fischen und Amphibien im Dunkelauge anderes färberisches Verhalten als im Hellauge, im ersteren färbten sie sich mit Eosinextragelb, im letzteren nicht. WEISS kam unter GARTENS Leitung zu ähnlichen Ergebnissen wie BIRNBACHER, PERGENS dagegen konnte dieselben nicht bestätigen. CHIARINI fand die Zapfenellipsoide beim Dunkelfrosche schmal und verlängert, beim Lichtfrosche mehr rundlich.

Eine weitere merkwürdige Veränderung in der Netzhaut der Taube beschrieb VAN GENDEREN STORT: Im gelben Felde finden sich Doppelzapfen, von welchen der Hauptzapfen eine große grüne Kugel, der Nebenzapfen nur etwas körniges rotes Pigment enthält; bei der Lichtkontraktion trete in letzterem ein helles eiförmiges Gebilde auf. Der Befund wurde von GARTEN bestätigt.

Die Untersuchungen über Verschiedenheiten der Form der äußeren Körner in Hell- und in Dunkelaugen haben bisher nicht zu verwertbaren Ergebnissen geführt. Auch hier können die Elemente, z. B. der Körnerschichten, an verschiedenen, nahe beieinander gelegenen Stellen des gleichen Auges beträchtliche Verschiedenheiten zeigen, deren Nichtberücksichtigung zu Irrtümern Anlaß geben mag.

Verschiedenheiten der Färbbarkeit der äußeren Körner wurden zuerst von PERGENS angegeben; spätere Autoren kamen zum Teile zu anderen Ergebnissen. Verlagerung der Kerne, die im Dunkelauge zum Teile über die Limitans nach außen ragen, ist für *Triton* und *Salamandra macul.* von VAN GENDEREN STORT und GARTEN beschrieben.

Unter den Beobachtungen an den inneren Netzhautschichten sind vor allem die von BIRCH-HIRSCHFELD (1906, 1910) zu erwähnen, der an den Ganglienzellen der Taube nach mehrstündiger Helladaptation nicht unerhebliche Chromatinverminderung fand, die bei geringerer Lichtintensität viel weniger deutlich hervortrat. Weiter waren

Digitized by Google

die Zapfenkörner vorgerückt und kontrahiert, die Stäbchenkörner abgerundet und es hatte sich eine basophile, färbbare, im Innenglied der Zapfen enthaltene Substanz an der distalen Grenze des Außengliedes angehäuft. An den inneren Körnern waren bei der Taube keine Veränderungen wahrzunehmen. In neueren Versuchen (1910) zeigte er, „daß den ultravioletten Strahlen, sofern man nur darauf sieht, daß sie in genügender Intensität zur Netzhaut gelangen, ein wesentlicher Einfluß auf die Ganglienzellenstruktur, und zwar auf das Protoplasmachromatin zukommt". Die Wirkung ist Folge einer Absorption des kurzwelligen Lichtes in den inneren Netzhautschichten, durch welche die Außenglieder bis zu einem gewissen Grade vor dessen Einfluß geschützt werden.

Endlich seien noch einige Angaben über die chemische Reaktion der Netzhaut bei verschiedenen Belichtungszuständen angeführt. LODATO (1902) hat zuerst angegeben, daß in der Netzhaut bei Belichtung eine Säure gebildet werde (raschere Entfärbung von Phenolphtalein durch belichtete als durch Dunkelnetzhäute). DITTLER (1907) bestätigte diese Angaben und konnte durch weitere Versuche wahrscheinlich machen, daß die Zapfenkontraktion durch chemische Stoffe ausgelöst wird, die unter der Wirkung des Lichtes entstehen.

F. Sehschärfe, Refraktion, Parietalorgan.

Für das Menschenauge kann man als Maß seiner Sehschärfe den kleinsten Winkel benützen, unter dem 2 Punkte noch eben gesondert wahrgenommen werden; man bestimmt so die Grenze des optischen Auflösungsvermögens, die für normale Augen an der Stelle des deutlichsten Sehens (Fovea) durchschnittlich einem Winkel von etwa 1 Minute entspricht.

Die Sehschärfe eines Auges hängt einmal von physikalischen Verhältnissen ab, insbesondere der Lichtbrechung in Hornhaut und Linse und der Größe der einzelnen Sehzellen, weiter auch von physiologischen Faktoren, wie der Art der Verbindung dieser Zellen untereinander und mit dem Zentralorgan, von der Wechselwirkung der Sehfeldstellen u. a. m.

Die physikalischen Verhältnisse insbesondere der Brechung in der Linse scheinen, soweit bis jetzt zu übersehen ist, für die verschiedenen Wirbeltieraugen nicht wesentlich andere bzw. ungünstigere zu sein als für das Menschenauge. Von den bei der Netzhaut in Betracht kommenden physiologischen Faktoren fehlt uns für die Tiere noch fast alle Kenntnis, und selbst für die Dimensionen der Sehzellen liegen vielfach nur Bestimmungen an einer beliebig gewählten Netzhautstelle vor, die uns keine Schlüsse auf die hier allein in Betracht kommenden Werte an der Stelle des deutlichsten Sehens gestatten. Wir dürfen aber auch nicht vergessen, daß die Sehschärfe nicht allein von diesen Werten abhängt, sondern auch von jenen anderen, noch nicht genauer erforschten Umständen, und es ist daher nicht wohl angängig, die Sehschärfe bei Tieren nur unter Zugrundelegen der Dimensionen gewisser Sehzellen zu berechnen. Das Gesagte möge an einem Beispiele erläutert werden.

G. A. SCHÄFER (1907) glaubt, „die Sehschärfe proportional der linearen Größe des Netzhautbildes (bei gegebener Größe und Entfernung des Gegenstandes) und umgekehrt proportional dem Durchmesser des Netzhautelementes" setzen zu können.

Digitized by Google

Der Verfasser kommt bei Zusammenstellung seiner Werte zu dem nicht eben wahrscheinlichen Ergebnisse, daß die Sehschärfe eines Tieres im allgemeinen um so größer sei, je größer das Auge ist. Er berechnet so z. B. für das Rind eine fast 40mal größere Sehschärfe als für die Fledermaus (von der wir wissen, mit wie großer Sicherheit sie im Fluge kleine Insekten hascht), Rind und Pferd sollen eine 4mal größere Sehschärfe haben als Huhn, Rotkehlchen und Gans, eine etwa 26mal größere als die Schildkröte, die bekanntlich sehr kleine Futterobjekte sicher wahrnimmt, u. a. m.

Von einer Erörterung der physiologischen Voraussetzungen, von welchen SCHÄFER ausgeht, wollen wir absehen; fehlen doch auch die Grundlagen für die von ihm gemachte Annahme, daß in wesentlich verschiedenen Augen, von welchen z. B. die einen vorwiegend Stäbchen, andere nur Zapfen führen, manche mit Tapetum, manche ohne solches sehen usw., die physikalischen und physiologischen Verhältnisse genügend übereinstimmen, um die für verschiedene Schorgane berechneten Zahlen ohne weiteres zueinander in Beziehung zu bringen. Auch gegen die anatomischen Grundlagen seiner Berechnung sind Bedenken geltend zu machen: Der Verfasser zählt an den frisch ausgebreiteten Netzhäuten die in einem Quadrat von 0,023 mm Seitenlänge befindlichen perzipierenden Elemente und nimmt an, daß diese Werte in gleicher Weise für jene Netzhautpartie gelten, die bei Ermittlung der Sehschärfe des am besten funktionierenden Teiles allein in Betracht kommt.

Wollte jemand für den Menschen die an einer beliebigen, zufällig gewählten, exzentrischen Netzhautstelle gefundenen Größenwerte der Sehzellen einer Berechnung unserer Sehschärfe zugrunde legen, so würde man die Unzulänglichkeit eines solchen Vorgehens ohne weiteres erkennen, da uns geläufig ist, wie verschieden groß die Sehzellen an verschiedenen Netzhautstellen des Menschenauges sind. Die Möglichkeit, daß auch bei anderen Wirbeltieren regionäre Verschiedenheiten in der Netzhaut vorkommen können, wurde in jenen Untersuchungen nicht genügend berücksichtigt.

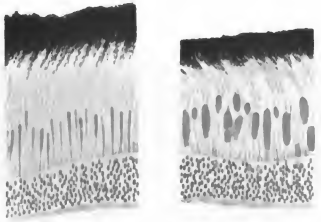
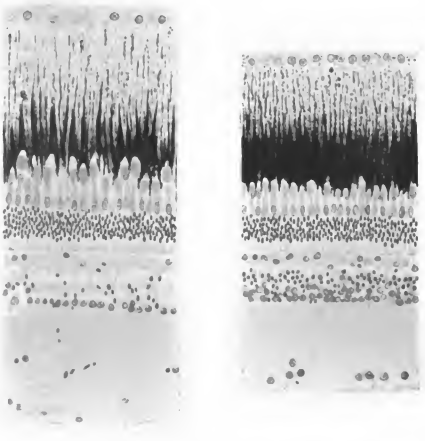


Fig. 22. Schnitt durch zwei einander nahe benachbarte Stellen der Dunkelnetzhaut von *Trigla corae*, zeigt die große Verschiedenheit des Durchmessers der percipierenden Elemente verschiedener Netzhautpartien.

Frühere Untersuchungen, hauptsächlich von CHIEVITZ (1889) an vielen Wirbeltieraugen, von ZÜRN (1902) insbesondere am Pferdeauge, sowie meine Beobachtungen (1911) lehren, daß in allen Wirbeltierklassen die Sehzellen zum Teile beträchtliche regionäre Verschiedenheiten zeigen. So kann man, um nur einige wenige Beispiele herauszugreifen, in den mittleren Netzhautteilen mancher Schildkrötenarten auf einem bestimmten Bezirke über 5mal mehr farbige Zapfenkugeln zählen, als auf gleich großen Bezirken nahe benachbarter Stellen. Bei der Eidechse fand ich noch beträchtlichere Unterschiede zwischen der Größe der arealen und paraarealen Sehelemente. Figur 22 und 22a zeigen die Verschiedenheiten der perzipierenden Elemente

Digitized by Google

einander nahe benachbarter Netzhautteile bei Fischen (*Leuciscus rut.* und *Trigla corae*), Fig. 23 zeigt ein gleiches für das Taubenauge. BRAUER fand auch bei Tiefseefischen mit nur Stäbchen führender Netzhaut eine tiefe Fovea. Bei anderen Fischen ist eine solche für *Hippocampus* von CARRIÈRE (1885), für *Syngnathus* von KRAUSE (1886), für *Siphostoma* von SLONAKER (1897), für *Pagellus* von GULLIVER beschrieben. Unter den Selachiern fand ich bei *Scyllium* einen wagerecht verlaufenden Streif des deutlichsten Sehens, analogen Bildungen begegnen wir unter den Wirbellosen bei Cephalopoden; DEMOLL findet bei *Alciope* in der Netzhautmitte die Rezeptoren am dichtesten stehen usw.



o u

Fig. 22a. Schnitt durch die obere (o) und die untere (u) Netzhauthälfte eines lange belichtet gewesenen Auges von *Leuciscus rutilus*, zeigt die Verschiedenheiten in der Menge des Pigmentes und der Gestalt der percipierenden Elemente in beiden Netzhauthälften.

Im Hinblicke auf die im ersten Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen am Schildkrötenauge sind einige genauere Angaben über die regionären Verschiedenheiten in der Schildkrötennetzhaut vielleicht nicht ohne Interesse.

Die Verteilung der Oelkugeln in den verschiedenen Partien der Netzhaut ist nicht bei allen Schildkrötenarten die gleiche; bei manchen fand ich in einem schmalen Streifen, der oberhalb des Sehnerven horizontal ungefähr durch die Netzhautmitte zieht, die farbigen Oelkugeln beträchtlich dichter beieinander stehend und kleiner als in der übrigen Netzhaut; bei einer *Cyclemys* war die fragliche Partie schon makroskopisch als feinste scharfe Linie sichtbar. Die dem Streifengebiete entsprechenden Oelkugeln hatten nur etwa die Hälfte der Größe jener in der unteren

Digitized by Google

und etwa $^2/_3$ der Größe jener in der oberen Netzhauthälfte (vgl. Tafel I, Figur e). Dementsprechend waren auch die Zapfen selbst im Streifengebiete schmäler und schienen dichter beieinander zu stehen als in der übrigen Netzhaut.

Auch die Elemente der äußeren Körner liegen im Streifengebiete besonders dicht beieinander, etwas weniger dicht in der oberen, noch weniger dicht in der unteren Netzhauthälfte (vgl. die Abbildung).

Die geschilderten Bildungen waren bisher nicht bekannt. Für *Emys Europ.* beschrieb CHIEVITZ (1889) eine kreisrunde Area centralis von etwa 0,16 mm Durchmesser 0,8 mm oberhalb des Opticusrandes. Bei *Damonia Reevesii* fand ich hinten oben vom Sehnervencintritte eine rundliche Stelle mit besonders kleinen, dicht stehenden Kugeln, der Bezirk war von der übrigen Netzhaut nicht scharf abgegrenzt.

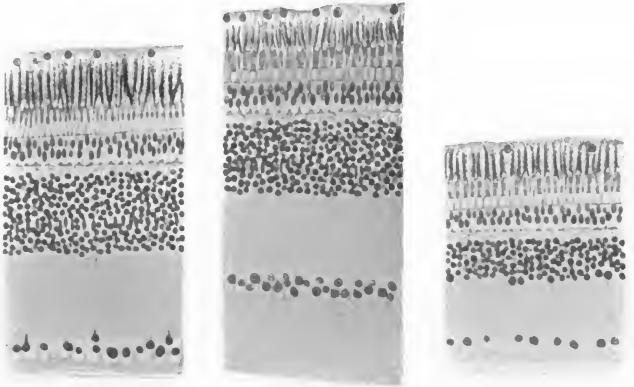


Fig. 23. Schnitte durch 3 verschiedene Stellen der Hellnetzhaut der Taube.

Die mitgeteilten Beispiele genügen, um zu zeigen, daß die Versuche, auf dem von SCHÄFER u. a. eingeschlagenen Wege die Sehschärfe des Wirbeltierauges durch Rechnung zu ermitteln, zunächst wenig Aussicht auf einwandfreie Ergebnisse bieten; Entsprechendes gilt für das Facettenauge (s. dieses). Einigermaßen zuverlässige Resultate werden sich hier wie dort wohl nur auf dem Wege des Experimentes erzielen lassen. Die für den Menschen üblichen Methoden der Unterscheidung zweier Punkte etc. werden für Tiere kaum in Betracht kommen, wohl aber wäre denkbar, bei manchen Tierarten einigen Aufschluß zu bekommen, indem man etwa die kleinsten, angenähert punktförmigen Objekte ermittelt, die noch eben die Aufmerksamkeit des Tieres wecken und merkliche Reaktionen auslösen (z. B. Sichtbarmachen kleinster Futterkörner für Vögel u. a. m.). Man könnte auf diesem Wege Werte bestimmen, die der sogenannten Punktsehschärfe (GUILLERY) beim Menschen entsprechen. Bei meinen Fütterungsversuchen mit Fischen war ich oft überrascht, wie winzige

Digitized by Google

Objekte von den Tieren sicher wahrgenommen werden; auch hier dürften Versuche etwa mit punktförmigen Attrappen von Interesse sein.

Claparède und Thorndike (1901 s. o.) machten den Vorschlag, Tiere zunächst so zu dressieren, daß sie nur auf Vorzeigen bestimmter, z. B. kreisförmiger Objekte zum Futter kommen, und dann durch Variieren der Objekte die kleinsten noch eben wirksamen Unterschiede zu ermitteln. —

Die Aufzählung verschiedener mehr gelegentlicher Beobachtungen über angebliche gute oder schlechte Sehschärfe verschiedener Säuger würde hier nur unerhebliches Interesse bieten können.

Ueber die Refraktion des Wirbeltierauges sind wir durch Untersuchungen der letzten Jahre ziemlich gut orientiert, wenn auch in manchen Einzelheiten die Angaben noch nicht vollkommen übereinstimmen. Als Methode der Refraktionsbestimmung hat sich die Skiaskopie wegen ihrer bequemen Handhabung und verhältnismäßig zuverlässigen Ergebnisse besonders bewährt.

Bei den Fischen ist nach den Angaben aller neueren Beobachter das Auge im Ruhezustande in der Regel auf mehr oder weniger große Nähe eingestellt. Plateau (1884) versuchte zuerst die Refraktion des enukleierten Fischauges zu bestimmen und fand eine Myopie von 16 bis 27 Dioptrien, Hirschberg (1882) bediente sich zum ersten Male der Methoden der modernen Ophthalmologie und fand bei zwei Hechten leichte Myopie (1,6—2,4 Dioptrien). Die ersten umfassenderen Beobachtungen stellte Beer (1894, vgl. p. 285) an. Die von ihm untersuchten Fische zeigten in Wasser Myopie von 3—12 Dioptrien. Franz (1905) ermittelte bei Selachiern eine solche von 2—4 Dioptrien. v. Sicherer erhielt neuerdings (1910) in ausgedehnten Beobachtungsreihen an Süßwasserfischen im wesentlichen die gleichen Ergebnisse wie Beer an Meeresfischen. (Beide fanden bei einer kleinen Anzahl von Fischen geringe Hypermetropie des ruhenden Auges.)

Da die Myopie der meisten Fische auf die Bedingungen des Sehens in Wasser zurückzuführen ist, schien es mir von besonderem Interesse, die Refraktion solcher Teleosteer zu ermitteln, die ihrer Nahrung vorwiegend in Luft nachgehen, wie der Schlammspringer (*Periophthalmus*), und für die eine stärker myopische Refraktion wenig zweckmäßig wäre. Die Untersuchung solcher (*P. Koelreuteri*) ergab mir, daß diese Fische in der Tat im Ruhezustande emmetropisch oder leicht hypermetropisch sind und zum Unterschiede von allen anderen bisher untersuchten Teleosteern aktiv für die Nähe einstellen. Auf diese außerordentlich interessante Anpassung von Fischaugen an das Luftleben kommen wir im dritten Teile eingehender zurück.

Nach den Befunden Beers bei Fischen wurde mehrfach die Meinung geäußert, daß überhaupt alle Wassertiere kurzsichtig seien; so gab Beer selbst und später Heine für Cephalopoden an, auch ihre Augen seien im Ruhezustande auf mehr oder weniger große Nähe eingestellt. Demgegenüber konnte ich mit geeigneten Methoden sicherstellen, daß die Refraktion des ruhenden Cephalopodenauges Emmetropie oder mäßige Hypermetropie ist (s. u.).

Für Amphibien fand Beer (1900, vgl. p. 285) (durch skiaskopische Bestimmungen), daß bei Fröschen, Kröten und Landmolchen die Refraktion des ruhenden Auges in Luft höchstwahrscheinlich zwischen

Digitized by Google

Emmetropie und geringer Myopie liegt; sie sind daher unter Wasser hochgradig hypermetropisch. Dagegen sind Wassersalamander (Tritonen) nach BEER unter Wasser wahrscheinlich angenähert emmetropisch, vielleicht auch in geringem Grade myopisch. HIRSCHBERG hatte früher für das Froschauge in Luft Myopie von mehreren Dioptrien ermittelt.

Bei verschiedenen Reptilien fand BEER „eine nicht weit von Emmetropie abweichende Einstellung" (gewöhnlich leichte Hypermetropie), ähnliches gibt HEINE (1898) für von ihm untersuchte Vogelaugen an, gewöhnlich fand er hier Hypermetropie von 1—2, oft nur 0,5, selten 3—4 Dioptrien.

Bei den bisher untersuchten Säugern haben die meisten Beobachter das ruhende Auge emmetropisch oder leicht hypermetropisch gefunden.

Für Pferde, die BERLIN und viele andere Autoren (Literatur bei BODEN, 1910) in der Mehrzahl hyperopisch gefunden hatten, gab ZIPFEL (1894) an, daß insbesondere scheue Tiere häufig myopisch von 1—4 Dioptrien seien, und ZÜRN und SCHÖNBECK führen das Scheuen der Pferde auf Myopie zurück. SMITH fand 39 Proz. der von ihm untersuchten Pferde myopisch, RIEGEL 29,8 Proz., NICOLAI und FROMAGET 18,4 Proz., CZERWONSKY 29,6 Proz. Für den Hund hat BODEN neuerdings auf Grund von Refraktionsbestimmungen mit dem SCHMIDT-RIMPLERschen Apparate eine durchschnittliche Myopie von 3,2 Dioptrien angegeben; auch v. PFLUGK fand bei allen von ihm gespiegelten Hunden fast ausschließlich Myopie, um $^1/_2$ bis 1 Dioptrie weniger als BODEN, nie Hyperopie. Die Hunde, deren Refraktion ich selbst (1898, vgl. p. 285) früher (gemeinsam mit HEINE) skiaskopisch bestimmte, waren emmetropisch oder leicht hypermetropisch, vereinzelt in geringem Grade (ca. 1,0 Dioptrie) myopisch. Aehnliche Werte fanden wir bei Katzen. —

Die Form des Auges nähert sich bei der Mehrzahl der Vertebraten und bei Cephalopoden im großen und ganzen der Kugelform, die den Vorteil leichter Bewegungsmöglichkeit mit dem eines relativ großen Gesichtsfeldes verbindet.

Bei einer Reihe vorwiegend im Dunkeln lebender Fische und einigen Tiefseecephalopoden erfährt das Auge interessante Gestaltsveränderungen, die zur Entstehung des „Teleskopauges" (CHUN, 1903) führen. Den verschiedenen Formen solcher gemeinsam ist die Bildung einer mächtigen Linse (Pupille und Hornhaut sind entsprechend groß), sowie einer mehr oder weniger ausgesprochenen Röhrenform des Auges und Beschränkung der perzipierenden Netzhautelemente wesentlich auf den verhältnismäßig kleinen, dem Grunde der Röhre entsprechenden Augenteil. Die Achsen beider Röhren sind nach vorn oder nach oben gerichtet, stets einander angenähert parallel, beide Augen in der Mitte nur durch eine schmale Scheidewand voneinander getrennt. Ein aphakischer Raum, wie er sich bei vielen anderen Fischen findet (s. p. 173), fehlt bei den Teleskopfischen, nur Bathy- und Platytroctes haben einen solchen von beträchtlichem Umfange (BRAUER). Trotz einer gewissen Aehnlichkeit des Eulenauges mit dem Teleskopauge der Fische bestehen, wie BRAUER (1908) hervorhebt, zwischen beiden wesentliche Unterschiede.

Es sei zunächst an der Hand der ausgezeichneten Untersuchungen BRAUERS eine ausgesprochene Form von Teleskopaugen bei Fischen wiedergegeben (verschiedene Arten zeigen derartige Bildungen in verschieden hohem Grade entwickelt). Fig. 24

Digitized by Google

zeigt einen Schnitt durch das Auge von *Opisthoproctus soleatus*. Von den verhältnismäßig gewaltigen Dimensionen der Linsen solcher Augen erhält man eine Vorstellung durch die Angabe, daß bei einem 17,3 cm langen (dem *Priacanthus* nahe verwandten) Fische die Linse mit 12 mm Durchmesser um ca. 2 mm größer ist als die des erwachsenen Menschen. Dabei ist der Abstand der Linsenmitte von der Netzhaut mit 13,5 mm kein wesentlich anderer als im Menschenauge.

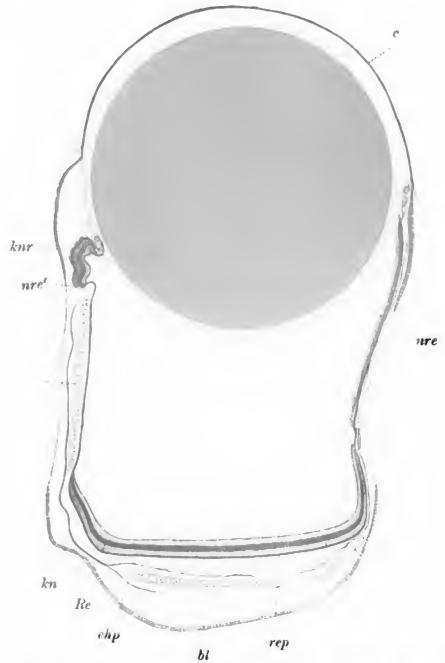


Fig. 24. Schnitt durch das Auge von *Opisthoproctus soleatus*. Vergr. 20. (Nach BRAUER.) *nre* = Nebenretina, *nre'* = „Fenster" (s. Text).

Vergrößerung der Linse und Pupille hat in ähnlicher Weise, wie es beim Fernrohre der Fall ist, entsprechende Zunahme der Lichtstärke des Netzhautbildes zur Folge. Dieser Vorteil wird aber nur durch verschiedene Nachteile erkauft. Nähme die Netzhautfläche in gleichem Maße zu wie die Linse, so müßte das Auge einen sehr großen, in anderen Beziehungen nachteiligen Umfang erreichen. Die

Digitized by Google

Trichterform des Eulenauges ist, wie LEUCKART (1876) hervorhob und neuerdings FRANZ (1907) betont, wesentlich ein Mittel zur Verringerung von Masse und Gewicht; es wird gewissermaßen zur Ersparnis auf die umfangreichen Seitenteile der Netzhaut verzichtet. Dies hat natürlich eine entsprechende Einschränkung des Gesichtsfeldes zur Folge, und es ist interessant, zu sehen, auf wie verschiedenen Wegen dieser Nachteil im Vogel- und im Fischauge ausgeglichen wird. Einer Erhöhung der Beweglichkeit des Auges steht seine starke Abweichung von der Kugelform entgegen, und in der Tat finden wir die äußeren Augenmuskeln bei Teleskopaugen wie im Eulenauge nur schwach entwickelt und die Bulbi nur wenig beweglich. Bei der Eule hat sich dafür eine überraschende Beweglichkeit des Kopfes ausgebildet, durch die z. B. leicht äußerst schnelle Achsendrehungen des letzteren um 180° ermöglicht werden. Auch die besondere Art der Anordnung der nasalen Teile des Ciliarkörpers bzw. der Netzhaut, auf die ich kürzlich (1912, vgl. p. 286) aufmerksam machte, dient, wie ich glaube, zur Erweiterung der temporalen Gesichtsfeldpartie (vgl. Fig. 24a, die auch eine gute Vorstellung von den anatomischen Einzelheiten des ganzen vorderen Bulbusabschnittes gibt).

Fig. 24a. Vorderer Abschnitt des Eulenauges *(Otus)*. Der Anordnung des Ciliarringes auf der nasalen Seite (*n*) entspricht eine Erweiterung der temporalen Gesichtsfeldpartien.

Bei den Teleskopfischen wird eine für das Tier wertvolle Erweiterung des Gesichtsfeldes durch die von BRAUER zuerst erkannte Einrichtung der „Nebenretina" herbeigeführt. Diese reicht, zum Unterschiede von der den Augenhintergrund einnehmenden „Hauptretina", bis nahe zur Pupille, steht also fast in unmittelbarer Berührung mit der Linse (Fig. 24 *nre*). Ihre Stäbchen sind kürzer, dicker und

Digitized by Google

weniger zahlreich als die der Hauptnetzhaut, ihre Ausbildung und die Art ihrer Verbindung mit letzterer zeigen bei verschiedenen Arten große Verschiedenheiten.

Ist schon durch diese Bildung einer Nebenretina dicht hinter der Linse die Möglichkeit „exzentrischen" Sehens (wohl etwa ähnlich wie mit den peripherstenTeilen der menschlichen Netzhaut) gegeben, so begegnen wir bei 5 Gattungen von Teleskopfischen noch einer besonderen Differenzierung darin, daß in der Hülle des Auges ein „Fenster" gebildet ist, in dem das Pigment fehlt oder durch das die Netzhaut nach außen vorgebuchtet wird. Bei 3 von diesen 5 Arten liegt das Fenster nahe dem Pupillenrande und die Oeffnung ist so nach außen gerichtet, daß leicht durch dasselbe Licht von außen dringen kann und die Stäbchen nicht durch die Linse, sondern direkt (also in einer der normalen entgegengesetzten Richtung) trifft (Fig. 24 *nre'*).

PÜTTER (1908) wollte auch diese Fenster, ebenso wie die aphakischen Räume vieler Teleosteeraugen und das Tapetum (s. d.), als Einrichtung zur Nebenbelichtung deuten. Da eine solche Auffassung, wie ich früher zeigte, von irrigen physiologischen Voraussetzungen ausgeht, dürfen wir von einer eingehenderen Erörterung derselben absehen.

Fig. 25.

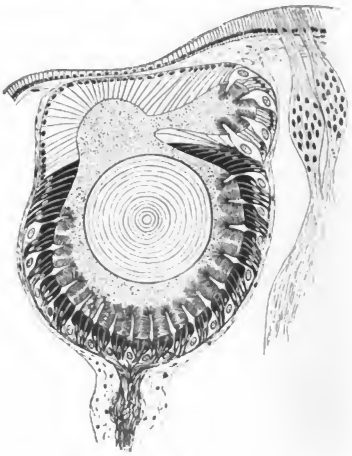


Fig. 26.

Fig. 25. Auge von *Pterotrachea coronata* mit dem Fenster *f* (nach HESSE), Vergr. 20 f. Fig. 26. Auge von *Limax maximus* mit Nebenretina (nach HESSE).

CHUN (1903) fand bei 2 Tiefseecephalopoden (*Amphitretus* und *Vampyroteuthis*) Teleskopaugen, die nach BRAUER ähnlich wie die Eulenaugen aufzufassen sind und von einer Nebenretina nichts erkennen lassen.

Funktionell gehören wohl auch die von HESSE (vgl. 1908) beschriebenen Fenster in den Augenhüllen von Heteropoden (*Carinaria* und *Pterotrachea*) hierher

Digitized by Google

(vgl. Fig. 25); die den Fenstern gegenüberliegenden Zellen wären demgemäß als Nebenretina zu deuten, ebenso eine Zellgruppe, die BERANECK (1893) im Alciopidenauge nachwies. Seine Angabe wurde durch DEMOLL (1909) bestätigt, der an diesen Zellen Stiftchen, Kappe und Verbindung mit Nervenfasern nachwies.

Angesichts des großen Interesses, das die Entstehung derartiger Bildungen bei voneinander so verschiedenen Augentypen haben muß, möge noch ein Schnitt durch ein Schneckenauge (*Limax maximus*) Platz finden (Fig. 26). Man sieht vor der Linse im nicht pigmentierten Teile der Augenblasenwand eine sackartige Ausstülpung, die mit einer glaskörperartigen Masse ausgefüllt ist. Sie enthält 10—15 pigmentlose, typisch ausgebildete Sehzellen mit Stäbchen, die nach HESSE (1902) zweifellos auch die Funktion der Lichtrezeption haben und offenbar so, wie die vorher besprochene Nebenretina, eine wesentliche Erweiterung des Gesichtsfeldes herbeizuführen geeignet sind. Eine ähnliche, doch weniger ausgesprochene Bildung fand HESSE in den Stirnaugen von *Vespa crabro*.

Ferner sei hier ein bei Denticeten beschriebenes Gebilde erwähnt, das PÜTTER (1903) als Sinnesorgan deutet. Er fand es bei einem erwachsenen *Hyperoodon rostratus*, ferner in der Anlage bei 4 Embryonen von Weißwalen; bei ersterem lag es hinter dem Iriswinkel in der unteren Bulbushälfte und zeigte eine besondere, von der der Netzhautstäbchen verschiedene Form des Sinnesepithels. PÜTTER meint, das Gebilde habe die Funktion, „die Schwankungen des hydrostatischen Druckes beim Tauchen in die Tiefe in Nervenerregung umzusetzen" und sieht in dem Auftreten desselben und der BRAUERschen Nebenretina eine Konvergenzerscheinung. —

Einer eigentümlichen Anpassung an das Bedürfnis, in Luft und unter Wasser zu sehen, begegnen wir in dem Auge von *Anableps tetrophthalmus*. Der Fisch soll so schwimmen, daß die oberen Teile beider Augen sich eben über dem Wasserspiegel, dagegen die unteren unter Wasser befinden. Da also die obere Netzhauthälfte von den Gegenständen unter Wasser, die untere aber von den in Luft befindlichen ihre Bilder bekommt, müssen natürlich in beiden Augenteilen wesentlich verschiedene dioptrische Bedingungen erfüllt sein. Genauere Untersuchungen hierüber sind mir nicht bekannt geworden. —

Durch die ganze Wirbeltierreihe finden wir die Netzhaut sehr gleichförmig derart angeordnet, daß einander benachbarte Teile der perzipierenden Schicht nicht in wesentlich verschiedenen Ebenen liegen. Eine überraschende, bisher vereinzelt gebliebene Ausnahme von diesem Verhalten hat kürzlich KOLMER (1909, 1910) für das Auge der Macrochiropteren (*Pteropus medius*, fliegender Hund) nachgewiesen: die Aderhaut (deren äußerste Schichten sich so wie sonst beim Säuger verhalten) zeigt hier ihren mittleren Lagen entsprechend eine eigentümliche Schicht von Kegelbildungen, deren innere Oberfläche von der Choriocapillaris überzogen wird. Die im Querschnitte kreisrunden Kegel werden von stark pigmentierten Stromazellen gebildet, die ungefähr konzentrisch um ein zentrales Gefäß liegen, welches, aus größeren Aesten der Art. cil. post. hervorgehend, in streng radialer Richtung verläuft und an seiner netzhautwärts gerichteten Spitze in eine lange, schmale, weit in die Netzhautschicht hineinragende Kapillarschlinge übergeht. Die Basen der Kegel stehen dicht beieinander, ihre Höhe beträgt ca. 100 $\mu\mu$, infolgedessen erscheint die äußere Oberfläche der Netzhaut nicht glatt, sondern von zahlreichen Vertiefungen sehr regelmäßig eingebuchtet. Auf Sagittalschnitten zeigen dementsprechend die äußeren Netzhautschichten zackigen Verlauf, während die inneren eben erscheinen. Die (fast

Digitized by Google

ganz pigmentfreie) Lage des Pigmentepithels macht alle diese Niveauunterschiede mit. Herr Kollege HACK konnte in meinem Laboratorium KOLMERS Angaben in allen Punkten bestätigen. Eine befriedigende Erklärung für die überraschende Bildung läßt sich bis jetzt nicht geben.

Es sei kurz der Frage gedacht, ob die paarigen Augen, die bis hierher ausschließlich Gegenstand unserer Betrachtung gewesen sind, als die alleinigen Vermittler der Lichtwahrnehmung bei Wirbeltieren anzusehen sind. LEYDIG hat bekanntlich (1872) bei den Sauriern ein augenähnliches Parietalorgan („Parietalauge") entdeckt, das seitdem wiederholt Gegenstand vorwiegend anatomischer Forschung gewesen ist. Während man dasselbe anfänglich, wesentlich im Anschlusse an SPENCER (1886) und GAUPP, als rudimentäres Organ aufgefaßt hat, kam NOVIKOFF (1907), besonders auf Grund der von ihm darin (bei *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*) entdeckten phototropen Pigmentwanderung und der nervösen Verbindung des Gebildes mit dem Zentralorgan, zu dem Schlusse, daß es „unzweifelhaft Beziehungen zur Rezeption von Lichtstrahlen zeigt" und „auch im erwachsenen Zustand noch als lichtempfindliches Organ funktioniert". Starke Belichtung der Organe hatte aber niemals irgendwelche Reaktion der Tiere zur Folge.

Die Parietalorgane erscheinen bei den Sauriern im wesentlichen als kleine sackartige Gebilde mit durchsichtiger Vorderwand, der Nerv tritt in die Hinterwand ein. Die distale Sackwand wird von einer netzhautartigen Membran gebildet, auf deren Querschnitt man Ganglienzellen, Nervenfasern, Pigmentzellen und die gegen das Sacklumen, also nach außen, gerichteten, lang ausgezogenen, radiär gestellten „Sehzellen" unterscheiden kann. In belichteten Augen ist das Pigment weit nach vorn, gegen das Lumen des Sackes vorgewandert, in Dunkelaugen zieht es sich so weit zurück, daß die innerste Netzhautschicht pigmentfrei wird. [Genaueres außer bei NOWIKOFF noch bei GAUPP (1897), STUDNIČKA (1905) und DANDY (1911).]

Unter den Fischen zeigen nur einzelne Arten Bildungen, die dem Parietalorgan der Reptilien ähnlich scheinen. v. FRISCH (1911) gibt für die Pfrillen (*Phoxinus laevis*) an, daß sie „einen richtigen Scheitelfleck, wie manche Reptilien", besitzen, auch dessen Lage entspricht genau der Lage des Parietalorganes, die Stelle am Kopfe fällt schon äußerlich dadurch auf, daß sie durchscheinend ist. Belichtung oder elektrische Reizung des Scheitelflecks veranlaßt sofortige Expansion der Pigmentzellen der Pfrillenhaut, also Dunkelwerden des Tieres, Beschattung bewirkt Pigmentballung, also Hellwerden der Pfrille. „Die Annahme, daß die Pfrille ein funktionierendes Pinealorgan besitze, welches Licht perzipiert und mit dem pigmentomotorischen Apparat zu dem beschriebenen Reflex verbunden ist, stößt auf die Schwierigkeit, daß die vollständige Exstirpation des Pinealorganes nicht die vollständige Vernichtung der Reaktion auf Licht nach sich zieht; und zwar tritt auch dann noch die Reaktion nur ein, wenn man den Punkt des Gehirns belichtet, wo das Pinealorgan gesessen hatte."

Digitized by Google

G. Binokularsehen, Augenbewegungen.

Es war früher, insbesondere von JOHANNES MÜLLER (1826) und von RAMON Y CAJAL, die Meinung vertreten worden, daß ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld, binokulares Einfachsehen und binokulare Tiefenwahrnehmung bei den Wirbeltieren mit totaler Kreuzung des Sehnerven nicht vorhanden seien. A. v. TSCHERMAK (1902) hat das Verdienst, durch umfassende Perimeterversuche für alle bisher genauer untersuchten Wirbeltiere einen, wenn auch beschränkten, dem äußersten temporalen Netzhautsegmente entsprechenden binokularen Gesichtsraum nachgewiesen zu haben. Einen solchen zeigen also auch die Wirbeltiere mit totaler Kreuzung des Sehnerven, und v. TSCHERMAK hält es wohl mit Recht für wahrscheinlich, daß diesen auch ein wirkliches stereoskopisches Sehen zukommt und daß bei ihnen die Netzhäute in ähnlicher Weise korrespondieren, wie es beim Menschen der Fall ist. Andere Autoren, wie HARRIS, nehmen an, die Tiere mit totaler Sehnervenkreuzung sähen zwar binokular, aber nicht plastisch. Bei vielen Vögeln soll jener dem Binokularsehen dienende temporale Netzhautbezirk durch das Vorhandensein einer zweiten, sogenannten Fovea lateralis ausgezeichnet sein, die zuerst von HEINRICH MÜLLER beschrieben, später insbesondere von CHIEVITZ (1889) untersucht wurde. FRITSCH (1911) dagegen bestreitet nachdrücklich das Vorkommen zweier Foveae im Vogelauge. Bei Tiefseefischen hat BRAUER (1908) eine tiefe Fovea lateralis für *Bathytroctes* und *Platytroctes* nachgewiesen.

Experimente bzw. Beobachtungen über stereoskopisches Sehen bei Wirbeltieren liegen nur in geringer Zahl vor. BERLIN (1891) hat auf die feine Tiefenwahrnehmung hingewiesen, die z. B. Gemsen und andere größere Säuger nach der Art ihrer Sprungbewegungen besitzen müssen, und die wohl durch ihren großen Augenabstand besonders begünstigt werde; auch gibt er an, es sei bei Pferden nach Verlust oder Verdecken eines Auges die Sicherheit in der Beurteilung der Weite eines zu nehmenden Hindernisses beeinträchtigt. Nach v. TSCHERMAK kann hierfür bei langsamer Erblindung und nach längerer Zeit durch Auswertung von Anhaltspunkten für einäugige Tiefenauslegung eine gewisse Kompensation eintreten.

Auf die feine Tiefenlokalisation der Vögel hat in neuerer Zeit gleichfalls v. TSCHERMAK hingewiesen. Er bestimmte beim Huhn die „Pickhöhe" zu 4,5 cm, d. h. das Tier zieht zum Picken den Kopf bis zu diesem Abstande zurück, in dem nach v. TSCHERMAK die Abbildung des fixierten Kornes bereits auf beiden Augen zugleich erfolgt. Schon JOH. MÜLLER bemerkte, daß die Tiere beim Picken den Hals verschieden weit zurückziehen, um die Gegenstände mit beiden Augen zusammen sehen zu können.

Die biologische Bedeutung eines binokularen Gesichtsraumes für Fische scheint mir in der Anordnung der Teleskopaugen eindrüglich zum Ausdrucke zu kommen, indem diese hier (wie auch bei den oben erwähnten Cephalopodenarten) stets so gestellt sind, daß die bei den anderen Fischen vorwiegend seitlich gerichteten Hauptachsen der Augen angenähert parallel zueinander nach vorn gerichtet sind, so daß auch hier die vor dem Tiere gelegenen Gegenstände in gewissen Grenzen binokular wahrgenommen werden können. Auch bei den Augen von *Periophthalmus*, die in so eigentümlicher Weise nach oben aus dem Kopfe hervortreten (vgl. p. 238), läßt sich das Vor-

Digitized by Google

handensein eines ansehnlichen binokularen Gesichtsraumes leicht nachweisen.

Unsere Kenntnisse über willkürliche bzw. durch optische Reize ausgelöste Augenbewegungen bei Wirbeltieren sind noch verhältnismäßig dürftig und bieten relativ wenig von allgemeinerem Interesse. Bei Fischen sind die Augenbewegungen in verschiedenem Grade entwickelt. WIEDERSHEIM gab an, sie seien „nie bedeutend", TSCHERMAK (1911) schreibt, „die Fische zeigten eine so gut wie vollständige Starrheit der Augenstellung". „Ein Fisch läßt nur kurz, ehe er eine plötzliche Wendung im Schwimmen ausführt, für einen Moment seine beiden Augen nach der intendierten Bewegungsrichtung hin zucken." Anders lauten die Angaben BEERS (1894, vgl. p. 285). Für *Rhomboidichthys podas* gibt er an, dieser Fisch könne seine Augen „fast wie eine Schnecke einziehen und vorstrecken". Sehr ausgebildete Retraktionsbewegungen beschreibt BEER auch für *Lophius*, *Uranoscopus* und mehrere Pleuronectiden; Drehbewegungen der Augen fand er vorzüglich entwickelt bei *Serranus*, bei den Syngnathiden, den Blenniiden und besonders bei den Labriden. „Die Fische der beiden letztgenannten Arten sehen einen direkt an, ohne sich sonst zu bewegen. Das Blickfeld der Labriden dürfte größer sein, als das des Menschen; ihre Augenmuskeln sind mächtig entwickelt." BEER hebt ferner den „Mangel an Koordination zwischen den Bewegungen beider Augen hervor, wie er bisher meines Wissens bloß dem Chamäleon und dem *Hippocampus* zugeschrieben wurde". Die Angaben BEERS über die verhältnismäßig ausgiebige Beweglichkeit der Augen vieler Fischarten und die Unabhängigkeit der Bewegungen beider Augen voneinander kann ich nach zahlreichen eigenen Beobachtungen bestätigen. Letztere zeigt sich besonders schön bei *Periophthalmus*, der häufig nur eines von seinen stark vorragenden Augen einzieht.

Den Retraktionsbewegungen der Augen begegnen wir auch in den übrigen Wirbeltierklassen, bei vielen Säugern zeigen sie sich stark entwickelt; sie erfolgen durch Kontraktion eines besonderen „Retractor bulbi", der im allgemeinen in seiner Entstehung mit dem Rectus externus zusammenhängt und auch vom Abducens innerviert wird (GEGENBAUR).

Bei den Reptilien fand ich „spontane" Augenbewegungen in nicht ganz kleinem Umfange. Während dieselben beim Chamäleon im allgemeinen als ganz unkoordiniert bezeichnet werden, erwähnt HARRIS hier das Auftreten symmetrischer Konvergenzbewegungen bei der Nahrungsaufnahme. Im Hinblicke auf diese widersprechenden Angaben verfolgte ich durch einige Zeit die Augenbewegungen des Chamäleons. Ich fand dieselben vollständig unkoordiniert, eines geht nach vorn, während das andere sich weit nach rückwärts dreht usw. Bei den fortgesetzten lebhaften Augenbewegungen dieser Tiere kommt es dann wohl auch einmal vor, daß das rechte und linke Auge angenähert gleichzeitig sich nach vorn bewegen, ohne daß dies als zwangmäßig koordinierte Bewegung aufgefaßt werden könnte.

Für die Vögel gibt v. TSCHERMAK an, daß sie „höchstens ganz kleine spontane Aenderungen ihrer Augenstellung erkennen lassen". Wie die sehr beschränkte Beweglichkeit und das verkleinerte Gesichtsfeld des Eulenauges zu Steigerung der Beweglichkeit des Kopfes geführt hat, wurde schon oben (p. 201) erwähnt.

Digitized by Google

Unter den Säugern vermögen (nach v. TSCHERMAK, 1911) „Affen, Raubsäuger, speziell Hunde, in erheblichem Grade, Huftiere, speziell Pferde, und unter den Wiederkäuern die Ziege in recht bescheidenem Ausmaße ihre Augen aus der Grundstellung zur Konvergenz, d. h. zu Divergenzminderung zu bringen, wenn ein nahes oder sich näherndes Objekt ihre Aufmerksamkeit erweckt. So folgt ein Pferd binokular bis auf ein oder eineinhalb Meter, erst bei stärkerer Annäherung wendet es den Kopf seitlich und schaut mit bloß einem Auge (DREXLER)." Sowohl diese spontanen als die durch Reizung der entsprechenden Stellen der Hirnrinde ausgelösten Bewegungen beider Augen sind auch schon bei neugeborenen Tieren (ähnlich wie beim Menschen) einander assoziiert, auch wenn die Sehnerven total gekreuzt sind. —

Eine wesentlich andere Art von Augenbewegungen, der wir gleichfalls in der ganzen Wirbeltierreihe begegnen, wird nicht durch optische Reize, sondern durch einen interessanten Reflexvorgang ausgelöst, der mit dem Labyrinth zusammenhängt. Aufgabe dieser Bewegungen ist es, die Augen möglichst in der Lage zu erhalten, die sie bei der Grundstellung einnehmen, bei welcher, wie schon JOH. MÜLLER zeigte und in neuerer Zeit insbesondere A. v. TSCHERMAK hervorhob, die beiden Binokularbezirke zugleich auf unendliche Entfernung eingestellt sind. In solcher Weise kommen in allen Wirbeltierklassen bei Hebung bzw. Senkung des Kopfes kompensatorische Raddrehungen von zum Teile beträchtlichem Umfange zustande.

NAGEL (1896) fand z. B. für Fische (Barbe) bei Senkung des Kopfes solche um 20°, bei Hebung um 10°, noch umfangreichere beim Hecht. Bei Amphibien maß er Raddrehungen im Betrage von 20°, bei Reptilien solche von 40°. Am ausgiebigsten sind sie beim Kaninchen, wo sie bis zu 100° betragen sollen.

Auf dem angedeuteten reflektorischen Wege kommen außer den eben besprochenen Raddrehungen auch noch andere Augenbewegungen zustande. LEE (1892) und A. v. TSCHERMAK zeigten, daß ein Fisch, den man außerhalb des Wassers auf die Seite legt, „das nach oben gerichtete Auge ebenso stark senkt, als er das nach unten gerichtete Auge hebt". („Vertikaldivergenz".) Auch diesen Erscheinungen begegnen wir in der ganzen Wirbeltierreihe.

Eine eigentümliche kompensatorische Augenbewegung bei Fischen beschreibt LYON (1901): Wird der Kopf unbewegt gehalten und der Schwanz z. B. nach rechts gedreht, so dreht sich das rechte Auge nach vorn, das linke nach hinten; die Augen bleiben in dieser Stellung, solange der Körper gebogen bleibt. In früheren Untersuchungen (1899) hatte LYON den Einfluß der Blendung auf die kompensatorischen Augenbewegungen untersucht und bei Wirbeltieren letztere auch nach der Blendung erhalten gefunden; im Lichte sollen sie ausgiebiger sein als in der Dunkelheit.

Weitere nicht durch optische Reize ausgelöste Augenbewegungen sind jene, die für den Menschen vor allem durch die Untersuchungen von BREUER und MACH (1875) bekannt geworden sind. Ersterer zeigte, daß Drehung des Kopfes auch bei geschlossenen Lidern und bei Blinden Augenbewegungen zur Folge hat. BREUER und vor allem J. R. EWALD (1892) haben das Verdienst, die einschlägigen Verhältnisse zuerst an Tieren verfolgt und die Abhängigkeit dieser Augenbewegungen von Erregungen des Labyrinthes nachgewiesen zu haben. (Ueber entsprechende Bewegungen und deren Regulation bei Krebsen s. weiter unten.)

LEE (1892) fand, daß bei Fischen Durchschneidung eines Acusticus dauernde Falschstellung der Augen und Flossen, Krümmung des Körpers nach der operierten

Digitized by Google

Seite und die Tendenz, sich mehr oder weniger nach dieser abwärts zu neigen, zur Folge hat; beim Schwimmen erfolgen oft Rollbewegungen nach der operierten Seite.

II. Das Sehorgan der Wirbellosen.

Unsere Kenntnisse vom optischen Empfangsapparate bei Wirbellosen verdanken den schönen Untersuchungen von HESSE (1896—1902, vgl. 1908) wesentliche Förderung und Klärung. So große Mannigfaltigkeit die histologische Gestaltung des nervösen Apparates im einzelnen zeigt, überall finden wir als hauptsächlichsten, allen gemeinsamen Bestandteil die Sehzellen, die sich als sogenannte primäre Sinneszellen darstellen, das sind solche, bei welchen die Nervenfaser mit der Zelle, von der sie einen Fortsatz bildet, in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Die Sehzelle trägt zahlreiche zur Zelloberfläche senkrechte „Stiftchen", die auf dem Schnitte als „Stiftchensaum" erscheinen; aus jedem Stiftchen geht eine als Neurofibrille aufzufassende Faser durch den Zellleib in den Nervenfortsatz. Die Stiftchen sind demnach als besonders differenzierte Neurofibrillenenden aufzufassen. Derartigen Sehzellen mit Stiftchensaum begegnen wir in mannigfachen, hier nicht zu besprechenden Variationen bei zahlreichen Wirbellosen. Die Stäbchen und Rhabdomere in den Sehzellen der Arthropoden, deren erste Kenntnis wir den vortrefflichen Untersuchungen GRENACHERS (1879) verdanken, sind nach HESSE als Stiftchensaum aufzufassen, „deren Stiftchen oft zu einem einheitlichen Stab von nahezu cuticularer Konsistenz verbacken sind" (vgl. z. B. Fig. 27). Bei anderen Wirbellosen finden wir nur ganz wenige, bei *Pecten*, ähnlich auch bei Alciopiden und Cephalopoden, nur eine einzige Neurofibrille in einer Sehzelle.

Die Stiftchensäume, die HESSE wohl mit Recht als die Aufnahmeorgane für den Lichtreiz ansieht, fehlen fast nur in den Sehzellen der Oligochäten, also der Regenwürmer und ihrer Verwandten, und in jenen der Salpen; hier vermutet er in den von ihm beschriebenen Phaosomen (s. p. 36) ein Analogon der umgebildeten Neurofibrillenenden. Für manche Seeigel wird nach v. UEXKÜLL angenommen, daß die Reizaufnahme durch die ganze Körperoberfläche erfolge, wobei dem dort nachgewiesenen roten Farbstoffe (s. p. 183) die Rolle eines Transformators zugeschrieben wird.

1. Facettenauge.

Die Besprechung aller der mannigfaltigen Sehorgane bei Wirbellosen kann hier schon deshalb nicht unsere Aufgabe sein, weil für viele von ihnen fast nur anatomische Daten vorliegen. Dagegen erheischt das Facettenauge, das auch physiologisch in vielen Beziehungen besonderes Interesse bietet, eingehendere Erörterung.

Im zusammengesetzten Arthropodenauge sind (HESSE) die 7—8 Sehzellen so angeordnet, daß ihre rezipierenden Enden der Ocellenachse zugekehrt sind und sich meist zu einem einheitlichen axialen Rhabdom aneinander legen. Bei Reizung des Rhabdoms werden daher alle Sehzellen des Facettengliedes in gleicher Weise gereizt, die Facettenglieder vermögen also trotz der zahlreichen Sehzellen nur einen Reiz auf einmal aufzunehmen, nicht mehrere nebeneinander. HESSE läßt unentschieden, ob diese Vielzahl von Sehzellen nur historisch begründet ist, oder ob der Reizerfolg durch die große Zahl

Digitized by Google

reizaufnehmender Zellen gesteigert wird, oder ob endlich die verschiedenen Sehzellen auf Licht von verschiedenen Wellenlängen abgestimmt sind.

Die phylogenetische Entwicklung des Komplexauges der Arthropoden erscheint übersichtlicher und leichter verständlich als jene des Wirbeltierauges: Während bei letzterem Uebergangsformen zwischen dem primitiven Becherauge des *Amphioxus* und dem ausgebildeten Craniotenauge fehlen, begegnen wir bei Krebsen und Insekten zahlreichen Bildungen, die den Uebergang von einer einzelnen lichtaufnehmenden Sehzelle zu dem hochentwickelten Komplexauge veranschaulichen: die Einzelaugen gewisser Insektenarten stellen eine Grundform dar, aus der die so mannigfach verschiedenen Bildungen hervorgehen können, welchen wir bei vielen anderen Arten begegnen; so zeigte GRENACHER zuerst, wie das Komplexauge (Facettenauge) durch Häufung der Einzelaugen entstanden sein könne, während andererseits Vermehrung der Sehzellen allein zu der z. B. bei Insekten verbreiteten eigentümlichen Bildung der Stirnaugen (s. u.) geführt hat. Einfache Linsenocellen (= Einzelaugen) stellen die meist in vier Paaren vorhandenen Augen der Spinnen sowie jene der Raupen und anderer Insektenlarven dar; bei verschiedenen Arten von Myriapoden nimmt die Zahl der Einzelocelle zu, bei *Scutigera* kommt es so zur Bildung eines zusammengesetzten Auges (HESSE).

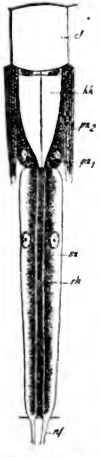


Fig. 27. Facettenglied eines Appositionsauges (nach HESSE).

Dioptrik. Von den bisher bekannten Tatsachen über die Dioptrik des Facettenauges sind folgende wohl die interessantesten.

Fig. 27 nach HESSE zeigt ein einzelnes Facettenglied eines zusammengesetzten Insektenauges, wie wir es vorwiegend bei Taginsekten finden. Die durch die Hornhautlinse (*cl*) und die Kristallkegel (*kk*) gesammelten Strahlen treffen am proximalen Ende der Kegel auf das den optischen Empfänger bildende Rhabdom (*rh*) der Sehzellen (*sz*). Die den Kristallkegel umschließenden Pigmentzellen *pz* absorbieren hauptsächlich schräg einfallende Strahlen mehr oder weniger vollständig, so daß das Rhabdom vorwiegend von jenen Strahlen getroffen wird, die die Hornhaut angenähert senkrecht oder unter verhältnismäßig spitzem Winkel treffen.

Der Kristallkegel zeigt bei verschiedenen Arten verschiedene Beschaffenheit. Vielfach findet man ihn einfach aus 4 Zellen mit hellem Plasma gebildet, seltener ist neben diesen Zellen eine sekretartige Masse vorhanden. GRENACHER spricht danach von „akonen" und „pseudokonen" Augen, zum Unterschiede von den „eukonen", bei welchen der Zellinhalt in eine lichtbrechende Substanz verwandelt und dadurch zu einem wirklichen Kristallkegel umgebildet ist.

Im Komplexauge finden wir eine große Zahl solcher Facettenglieder derart aneinander gelagert, daß eine durch alle Kegelspitzen gelegte Ebene einen mehr oder weniger großen Teil einer (nicht ganz

Digitized by Google

regelmäßigen) Kugeloberfläche bildet; in den verschiedenen, den einzelnen Kegelspitzen entsprechenden Punkten dieser Fläche vereinigen sich jeweils vorwiegend diejenigen Strahlen, die von den angenähert in der Richtung der betreffenden Kegelachse gelegenen Teilen der Außenwelt auf das zugehörige Facettenglied gelangen. Diese Punkte bilden also zusammen ein aufrechtes verkleinertes Netzhautbild.

Wir verdanken JOHANNES MÜLLER (1826) die erste zutreffende Darstellung der einschlägigen Verhältnisse. Da sie auch heute für einen großen Teil der Komplexaugen noch unverändert zu Recht besteht, möge sie mit MÜLLERS eigenen Worten hier Platz finden.

„Es kam darauf an, das von einzelnen Punkten der Gegenstände ausgehende, die kugelige Retina von allerseits beleuchtende Licht auf dieser letztern wieder auf einzelne Punkte, wie in dem äußern Gegenstande, zu sondern und zu beschränken ... Wenn einer bestimmten Stelle der Netzhaut auch nur Licht von einer bestimmten Stelle des Objektes zukommen kann, von allen anderen Teilen der Netzhaut dieses besondere Licht ausgeschlossen wird, so ist dadurch ein Bild gegeben. Dies geschieht in den zusammengesetzten Augen der Insekten und Krebse durch die zwischen den Fasern des Sehnerven und den Facetten der Hornhaut gelegenen, mit beiden durch ihre Extremitäten verbundenen, an ihren seitlichen Wänden mit Pigment bekleideten, durchsichtigen Kegel. Jeder dieser um eine konvexe Nervenmasse peripherisch gestellten Kegel läßt nur dasjenige Licht zu der Faser des Sehnerven, mit welcher er an seiner Spitze verbunden ist, was unmittelbar durch die Achse des Kegels einfällt. Alles andere von demselben Punkte ausgehende, auf die Hornhaut schief einfallende Licht wird nicht die untere Extremität der Kegel erreichen und deshalb nicht zur Perzeption von anderen Fasern des Sehnerven kommen; es wird, schief einfallend, von den mit Pigment bekleideten Wänden der nur in der Achse durchsichtigen Kegel absorbiert werden ....

Je mehr nun ferner der durchsichtigen Kegel in einem Kugelabschnitte des Auges bestimmter Größe sind, um so bestimmter wird die Begrenzung des Bildes im Innern des Auges werden; dieselbe wird ebenso auch zunehmen, je länger die Kegel, oder je weniger das schief einfallende Licht bis zu den Sehfasern der seitlichen Kegel einzudringen vermag. Die Dipteren und Neuropteren, deren Augen viele tausend Facetten der Hornhaut und ihnen entsprechende Kegel haben, müssen sich vor den übrigen Insekten aus eben diesem Grunde, und nicht wegen der Größe ihrer Augen, durch ein schärferes Gesicht auszeichnen ....

Diese Art des Sehens ist freilich immer sehr unvollkommen und undeutlich, aber für den Lebenshaushalt der Insekten hinreichend ....

Die Konvexität der einzelnen Facetten der Cornea wird das in der Richtung der Achse einfallende Licht als brechendes Medium der Achse selbst zulenken und in der Tiefe des Auges zu größerer Einigung bringen. So mag es kommen, daß das den ganzen Kegel durchleuchtende Licht in der Spitze desselben, wo es die Sehfaser affiziert, punktförmig vereinigt wird, wodurch die Bestimmtheit des Bildes sehr gehoben werden muß."

Einige Versuche, die Anschauungen von JOHANNES MÜLLER durch andere zu ersetzen (GOTTSCHE, 1852, u. a.), führten nicht zu befriedigenden Ergebnissen, während MÜLLERS Lehre insbesondere durch GRENACHER (1879) von anatomischer und durch EXNER (1891) von physiologischer Seite neue Stützen erhielt. Letzterer zeigte zuerst, daß ein aufrechtes Bild, wie wir es eben für das Auge der Taginsekten kennen lernten, auch in jenem der Nachtinsekten zustande kommt, bei welchen (vgl. Fig. 28 nach HESSE) die Rhabdome nicht.

Digitized by Google

wie dort, dem zugehörigen Kristallkegel fast unmittelbar anliegen, sondern von ihm durch einen mehr oder weniger großen Zwischenraum getrennt sind. Eine größere Lichtstärke des Netzhautbildes kommt bei diesen Nachttieren nach EXNER dadurch zustande, daß von einem leuchtenden Punkte nicht nur jene Strahlen zu einem bestimmten Rhabdome gelangen, die von ersterem angenähert senkrecht auf das zugehörige Facettenglied treffen, sondern auch solche, die, von dem gleichen Punkte ausgehend, benachbarte Facettenglieder unter mehr oder weniger großem Winkel treffen, und in diesen vermöge des besonderen optischen Baues ihrer Kristallkegel („Linsenzylinder") derart abgelenkt werden, daß sie mit jenen senkrecht einfallenden Strahlen zusammen ein entsprechend lichtstärkeres (wohl aber weniger scharfes) Bild liefern. Man bezeichnet seit EXNER diese letztere Art der Bildentstehung durch Uebereinanderlagerung der von benachbarten Facettengliedern entworfenen Einzelbilder als „Superpositionsbild" zum Unterschiede von dem zuerst beschriebenen, wesentlich bei Tagtieren gefundenen „Appositionsbilde". EXNER untersuchte diese Superpositionsbilder insbesondere am Auge des (männlichen) Leuchtkäfers (*Lampyris splendidula*), das sich zur Beobachtung gut eignet, weil hier der ganze dioptrische Apparat ein zusammenhängendes Stück bildet; die von ihm entworfenen Bilder konnte EXNER in photographischen Aufnahmen festhalten.

Fig. 28. Zwei Facettenglieder eines für Superpositionsbilder eingerichteten Facettenauges einer Noctuide. Das Pigment hat in H Lichtstellung, in D Dunkelstellung. *cl* Corneallinse, *kk* Kristallkegel, pz_1 Hauptpigmentzellen, pz_2 Nebenpigmentzellen, *szk* Kerne der Sehzellen, *rh* Rhabdom, *nf* Nervenfasern (Nervenfortsätze der Sehzellen).

Die vielfach übliche Bezeichnung „musivisches Sehen" für die fragliche Art der optischen Wahrnehmung ist dahin zu verstehen, daß auch hier, im Facettenauge, in wesentlich ähnlicher Weise, wie es beim Sehen des Craniotenauges der Fall ist, mosaikartig aneinander gereihte Sehelemente durch die verschiedenen Teile des vom dioptrischen Apparate erzeugten Bildes gereizt werden; hier ist es eine einzige große Linse, die ein umgekehrtes Bild entwirft, dort eine große Zahl schmaler, dicht aneinander gelagerter dioptrischer Einzelapparate, die zusammen ein aufrechtes Bild entwerfen.

Pigmentwanderung. Unter der Wirkung des Lichtes erfolgen im Facettenauge Pigmentverschiebungen, deren physikalische Wirkungen wohl zu einem großen Teile jenen des Pupillenspieles und der phototropen Pigmentwanderung im Craniotenauge verglichen werden können. Die ersten eingehenderen Untersuchungen hierüber verdanken wir EXNER.

Digitized by Google

Verhältnismäßig einfachen physiologischen Verhältnissen begegnen wir z. B. bei Nachtschmetterlingen, wo das die Kristallkegel im Dunkelauge umhüllende Pigment („Irispigment"), bei Belichtung des Auges ziemlich rasch (in ca. 1—2 Minuten, s. u.) so weit nach rückwärts wandert, daß es nun (vgl. Fig. 28 H) eine lange Pigmentröhre bildet, die seitlichen Uebertritt des Lichtes von einer Facette zur anderen hindert. Funktionell werden dadurch Superpositionsaugen in Appositionsaugen verwandelt (EXNER).

Diese Pigmentverschiebungen führen zu interessanten, zum Teile schon mit bloßem Auge wahrnehmbaren Aenderungen im Aussehen der Facettenaugen, die zuerst von LEYDIG (1864) gesehen und in der Hauptsache richtig gedeutet, später von KÜHNE und insbesondere von EXNER eingehender untersucht wurden. Passend belichtete Nachtschmetterlingsaugen (z. B. von Sphingiden) erscheinen leuchtend, „wie glühende Kohlen", wenn die Tiere längere Zeit im Dunkeln gehalten worden waren, dagegen im wesentlichen gleichmäßig schwarz bei längere Zeit hell gehaltenen Tieren. Betrachtet man ein Dunkelauge mit dem Augenspiegel, so erscheint an der eben belichteten Stelle eine kreisrunde Partie bei den meisten Tieren leuchtend rot, ähnlich wie die Pupille eines Wirbeltierauges bei Spiegeluntersuchung; ein wesentlicher Unterschied von letzterer besteht aber darin, daß bei Drehung des Schmetterlingsauges diese leuchtende „Pseudopupille" (LEYDIG) stets sichtbar bleibt, indem sie über die Augenoberfläche zu wandern scheint; sie pflegt von einem mehr oder weniger breiten dunklen Saume umgeben zu sein. Wird eine Stelle eines Dunkelauges längere Zeit mit dem Augenspiegel bestrahlt, so nimmt die Lichtstärke jenes leuchtenden Feldes im Verlaufe von 1—2 Minuten ab, zugleich wird es angenähert farblos, grau, und verschwindet bald vollständig, so daß jetzt nur ein schwarzer Fleck sichtbar ist. Bei einigen Exemplaren von *Sphinx ligustri*, die ich in dieser Weise mit einem mäßig lichtstarken elektrischen Augenspiegel bestrahlte, war in der Regel nach einer Minute die leuchtende Pseudopupille schon ziemlich matt rot geworden, nach 2—$2^1/_2$ Minuten vollständig verschwunden. Setzte ich nun das Tier ins Dunkle (im Brutschrank), so war nach 10 Minuten in den vorher schwarz erschienenen Stellen schon wieder ein helles rötliches Feld sichtbar, das zum Unterschiede von dem früher gesehenen nicht kreisförmige, sondern eine zuweilen ziemlich regelmäßig zackige Begrenzung zeigte und etwa wie ein achtstrahliger Stern erschien. (Andere Autoren finden wesentlich längere Zeiten, EXNER z. B. gibt für Eulen an: „Nach meinen Erfahrungen dauert es immer eine Stunde, bis das nicht leuchtende Auge wieder leuchtend geworden ist." Es kommen hier wohl manche bisher noch nicht genügend gekannte Faktoren in Betracht [Temperatur, Zustand der Tiere u. a. m.].) Die Wanderung des Pigmentes ist auf die jeweils belichteten Stellen beschränkt; durch partielle Bestrahlung kann man leicht ein zum Teile schwarzes, zum Teile leuchtendes Auge erhalten.

Eine Uebereinstimmung der Pigmentverhältnisse im Facettenauge mit jenen im Wirbeltierauge zeigt sich auch darin, daß hier wie dort die Pigmentzellen nicht nachweislich mit Nervenfasern in Verbindung stehen, die phototrope Wanderung auch an den vom Körper getrennten, ja selbst an sagittal halbierten Köpfen vor sich gehen kann, und daß auch hier (v. FRISCH, 1908) die Pigmentzelle durch

Digitized by Google

elektrische Reizung nicht beeinflußt wird. DEMOLL sprach sich kürzlich (1911), allerdings mit Reserve, für nervöse Auslösung der Pigmentwanderung aus.

Die Verschiebung des Irispigmentes erfolgt in einer Reihe von Fällen so, wie in den oben abgebildeten, durch Ausbreitung, in anderen durch vollständige Verlagerung des Pigmentes nach rückwärts; in wieder anderen wandert, wie z. B. EXNER für *Palaemon* nachwies, mit dem Irispigment auch das sogenannte Iristapetum nach rückwärts, das aus einer körnigen, das Licht stark reflektierenden, dem Irispigmente hornhautwärts vorgelagerten Masse besteht.

KIESEL (1894) beobachtete auch bei dauernd dunkel gehaltenen Nachtschmetterlingen Pigmentverschiebungen im Facettenauge, und faßt diese als eine den Schlaf der Tiere begleitende Erscheinung auf (vielleicht könne auch der Gesundheitszustand mitspielen). Bei Beobachtung der Pigmentverschiebungen am lebenden Tiere unter dem Mikroskop sah er Aenderungen im Aussehen der Facetten und ihrer unmittelbaren Umgebung, auf die wir hier nicht näher eingehen können.

Außer dem vorher besprochenen „Irispigment" findet sich im Facettenauge noch eine zweite, als „Retinalpigment" bezeichnete Pigmentlage. In den Augen der Taginsekten schließt sich dieses ohne scharfe Grenze an das hintere Ende des Irispigmentes an. Es ist besonders an den vorderen und hinteren Enden der Sehstäbe angehäuft und umhüllt vorn die Verbindung der Kristallkegel mit dem Sehstabe, hinten jene der Nerven mit demselben (EXNER). Außerdem findet sich, wie schon LEYDIG zeigte, eine bei verschiedenen Tieren verschieden große, die Nerven von außen umschließende Menge Pigment im Ganglion opticum. Die Augen der Nachtschmetterlinge zeigen (EXNER) „fast nur kurze pyramidenförmige Häufchen Pigmentes, welche mit ihrer Basis auf der Membrana fenestrata aufsitzen und mit ihren Spitzen zwischen die Sehstäbe hineinragen".

Ueber die Lichtreaktionen des Netzhautpigmentes im Insektenauge gehen die Angaben auseinander: EXNER konnte eine mechanische Wirkung des Lichtes auf dieses hier nicht nachweisen; DEMOLL dagegen (1909) fand je nach der Belichtung deutliche Verschiedenheiten in der Pigmentmasse an der Basalmembran, aber „nur bei Tagschmetterlingen und unter diesen wieder nur bei denen, die am Waldrand, im Gebüsch oder im Walde fliegen" (z. B. bei verschiedenen *Vanessa*-Arten, *Pieris napi* u. a., aber nicht bei *Pieris brassicae* etc.). „Die Veränderungen im Hellauge erstrecken sich in geringem Maße auf eine Umscheidung der Rhabdome durch einen schwachen, sehr unvollständigen Pigmentmantel. Besonders deutlich dagegen tritt die Anhäufung des Pigmentes distal auf der Basalmembran hervor, während bei dem Dunkelauge hier nur zerstreute Körnchen zu finden sind. Weiter beobachtet man im Hellauge, daß die Nervenbündel, die von der Retina nach dem ersten Opticusganglion hinziehen, in ihrem distalen Teil dicht von Pigment umscheidet sind, während proximal der Pigmentmantel dünner und leichter wird, im Dunkelauge dagegen finden wir das entgegengesetzte Verhältnis." Die Reaktionsdauer betrage hier nur 4—8 Sekunden, die Pigmentverschiebung habe den Zweck, „bei häufigem, schnellem Intensitätswechsel des Lichtes die Reizstärke gleich zu erhalten".

Digitized by Google

Die Verschiedenheiten des anatomischen Verhaltens der Tag- und der Nachtinsektenaugen (vgl. Fig. 27 und Fig. 28) kommen auch bei der Augenspiegeluntersuchung in charakteristischer Weise zum Ausdrucke: EXNER fand bei Betrachtung eines Taginsektenauges mit bloßem Auge in der Regel eine scheibenförmige schwarze „Pseudopupille" (Genaueres darüber weiter unten), und in ihrer Mitte bei Spiegeluntersuchung einen äußerst kleinen, sehr hellen rotglänzenden Fleck, der aber nur bei bestimmter Spiegelstellung gut sichtbar ist. Er verliert seine rote Farbe „schon nach einer oder doch sicher nach einigen Sekunden der intensiven Beleuchtung und wird weißlich und unscheinbar, so daß er der Beobachtung leichter entgeht". DEMOLL bestätigte EXNERS Beobachtungen (die dieser nicht zu deuten vermochte), und gab weiter an, daß der durch Belichtung verschwundene rote Fleck schon nach Verdunklung von 4—6 Sekunden wieder in vollem Umfange sichtbar sei, was er durch die eben erwähnte, von ihm beobachtete Pigmentwanderung erklärt, die hier äußerst rasch erfolge. Verschiedene Tiere verhielten sich nicht ganz gleich; von Einzelheiten sei erwähnt, daß nach DEMOLL z. B. bei *Melitaea athalia* bisweilen die vorderen obersten Bezirke des Auges weder Pigmentwanderung noch eine leuchtende Pseudopupille zeigen, *Pieris napi* hier wohl eine kleine leuchtende, aber farblose Pupille, doch keine Pigmentwanderung besitzt.

(Ueber die Frage nach dem Vorkommen von Sehpurpur im Facettenauge s. p. 183.)

Auch die Theorie der Entstehung der Pseudopupille ist durch EXNER wesentlich geklärt worden. Er zeigte, daß im allgemeinen jene zusammengesetzten Augen Pseudopupillen zeigen, die zwischen den vorderen Anteilen ihrer Kristallkegel ein Iristapetum haben. Die Farben des letzteren sind bei verschiedenen Insekten sehr verschieden, die Pseudopupille wird um so deutlicher sichtbar, je mehr diese Farbe von Schwarz verschieden ist; in vielen Fällen, wie z. B. bei nicht leuchtenden Augen von Nachtschmetterlingen, bei *Hydrophilus*, *Dytiscus* u. a. ist daher die Pseudopupille kaum wahrzunehmen. Letztere erscheint bei sphärisch gewölbten Facettenaugen angenähert rund; da viele derartige Augen an manchen Stellen merklich von der Kugelgestalt abweichen, findet man oft mehr oder weniger unregelmäßige. nach einer Seite lang ausgezogene Pseudopupillen usw.

Die geschilderte Pseudopupille („Hauptpupille") ist bei vielen Arten noch von einem oder mehreren Kränzen von (6—12) „Nebenpupillen" umgeben, die im allgemeinen etwas größer und weniger scharf begrenzt erscheinen, als die Hauptpupille und bei Aenderung der Augenstellung des untersuchten Tieres mit der Hauptpupille ihre Lage ändern; wir verdanken auch hier EXNER eine eingehende Beschreibung und Erklärung des Phänomens, das bei verschiedenen Arten mannigfach verschieden und vorwiegend bei Insekten wahrnehmbar ist. Unter den Krebsen fand er Nebenpupillen nur bei *Pagurus*, aber auch hier waren sie sehr undeutlich und nur unter den günstigsten Verhältnissen mit Sicherheit zu erkennen.

Bei Krebsen ist die phototrope Wanderung des Irispigmentes verhältnismäßig leicht zu sehen, daneben jene des Netzhautpigmentes sehr ausgesprochen; die einschlägigen Verhältnisse haben in neuerer Zeit insbesondere durch PARKER (1897—1899) eine sorgfältige Bearbeitung erfahren. Die nebenstehenden Abbildungen (Fig. 29) von

Digitized by Google

Schnitten durch das Auge von *Palaemonetes vulg.* zeigen, in welcher Weise hier die Pigmentwanderung dem Lichtschutze der Rhabdome dient.

Um eine Vorstellung von den Verschiedenheiten der fraglichen Verhältnisse bei verschiedenen Krebsarten zu geben, sei noch die Pigmentwanderung bei *Gammarus ornatus* nach PARKER geschildert: Hier sind photomechanische Veränderungen weder in den akzessorischen Pigmentzellen noch in den distalen Teilen der Retinulazellen zu sehen, sondern auf das schwarze Pigment in den mittleren und proximalen Teilen der Retinulazellen beschränkt: die mittleren Teile der letzteren sind im Lichtauge stärker mit Pigment erfüllt, wodurch das Rhabdom von einer schwarzen Röhre eingescheidet erscheint. Der proximale Zellabschnitt enthält zerstreute Pigmentkörnchen, nur um den Kern sind diese reichlicher angehäuft. Im Dunkeln sind die mittleren Zellpartien fast ganz frei von Pigment, das jetzt die proximalen Teile erfüllt. Dadurch werden die um die Rhabdome gelegenen akzessorischen Pigmentzellen, die wahrscheinlich als Reflektoren wirken, für das Licht zugänglich.

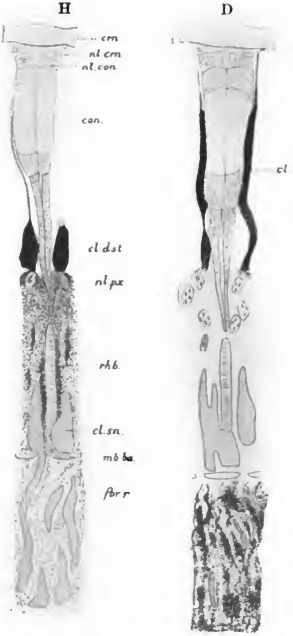


Fig. 29. Schnitt durch ein Ommatidium von *Palaemonetes vulg.* (nach PARKER). *H* Hellauge, *D* Dunkelauge, *crn* Cornealinse, *nlcrn* Kern der cornealen Hypodermiszellen, *nlcon* Kern der Kegelzellen, *con* Kristallkegel, *cldst* distale Retinulazelle, *nlpx* Kern der proximalen Retinulazelle, *rhb* Rhabdom, *clsn* Accessorische Pigmentzelle, *mbba* Basilarmembran, *fbr r* Retinalfaser.

Die phototrope Wanderung des Irispigmentes erfolgt bei Krebsen ähnlich, nur viel langsamer, wie bei den Nachtschmetterlingen. So sah v. FRISCH (1908) an mehreren Sphingiden das Leuchten bei Uebergang von Dunkel zu Hell in 1—3 Minuten schwinden, bei *Palaemon* erst binnen $^1/_2$ Stunde. Das Netzhautpigment des letzteren wanderte etwas rascher als das Irispigment und fand sich nach etwa 25 Minuten in der Hellstellung, das Irispigment erst in etwa 45 Minuten. Der Uebergang von Hell- zu Dunkelstellung dauerte bei den Schwärmern 1 Stunde, bei den Krebsen $^3/_4$—$1^1/_2$ Stunden. Bei Versuchen über die Wirkung spektraler Lichter

Digitized by Google

wurde für *Deilephila* der Uebergang von Dunkel- zur Lichtstellung am raschesten durch die kurzwelligen Strahlen herbeigeführt; elektrische und chemische Reize, strahlende Wärme, Sauerstoffmangel waren ohne sichtbare Wirkung. Versuche, zu ermitteln, ob die Wirkung des Lichtes auf Pigmentzellen eine unmittelbare oder reflektorisch durch Nerven ausgelöste sei, führten nicht zu bestimmten Ergebnissen.

Wir sahen oben, daß es bei Schmetterlingen leicht gelingt, durch partielle Belichtung lokale Lichtstellung des Pigmentes zu erzielen: Aehnliches beschrieb PARKER (1897) für *Palaemonetes*; v. FRISCH kam bei seinen Versuchen an Krebsen zu etwas anderen Ergebnissen: „partielle Belichtung eines Auges verteilt sich in ihrer Wirkung gleichmäßig auf das ganze Auge". Vielleicht geben die von mir erhobenen Befunde über die Fluoreszenz des Arthropodenauges (s. p. 99) Anhaltspunkte zur Lösung dieses Widerspruches: Denn infolge der Fluoreszenz können auch die perzipierenden Elemente solcher Facettenglieder durch Fluoreszenzlicht gereizt werden, bei welchen die Cornealinse nur tangential von den Strahlen der Lichtquelle selbst getroffen wird.

Tapetum. Eine weitere interessante, offenbar dem Zwecke besserer Ausnützung geringer Lichtstärken dienende Einrichtung im Facettenauge stellt die als „Tapetum des Facettenauges" bezeichnete Bildung dar. Morphologisch sind zwei wesentlich verschiedene Formen desselben zu unterscheiden, die beide wieder vorwiegend, aber nicht regelmäßig bei Dunkeltieren beobachtet werden. Die eine, als Trachealtapetum bezeichnete, zuerst von LEYDIG beschriebene Form findet sich nach EXNER vorwiegend bei Nachtinsekten (eine Angabe von LEYDIG, daß diese Form auch bei Tagtieren (*Argynnis*, *Volucella*) vorkomme, soll nach EXNER vielleicht einer anderen, hier sogleich zu erwähnenden Form von Tracheenenden gelten.) Sie stellt sich bei Oeffnen des Auges als glänzende Membran dar, die durch kleine lufthaltige Tracheenäste gebildet wird, welche nach Durchtritt durch die Membrana fenestrata in feine Büschel aufgelöst die unteren Enden der Sehstäbe korbförmig umhüllen und an ihnen nach vorn verlaufen.

Dicke Tracheen, die LEYDIG bei Tagschmetterlingen zwischen den Sehstäben fand und die „vorne in der Höhe der Kristallkegel fingerförmig endigen" haben nach EXNER eine funktionell andere Bedeutung: Sie sollen nicht, wie jenes andere Tapetum, die Aufgabe haben, Licht, das bereits zum Rhabdom gelangt war, wieder zurückzuwerfen, sondern solche Strahlen, die erst auf dem Wege zum optischen Empfänger sind, durch totale Reflexion für das Sehen dienstbar machen.

Von wesentlich anderer Art ist das von EXNER in den Augen der Krebse entdeckte Tapetum: an der gleichen Stelle, an der bei den Insekten die Tracheenbüschel, liegt hier eine körnige, im auffallenden Lichte gelbliche Substanz von sehr hohem Brechungsindex (>1,6), die offenbar zur Lichtreflexion dient. Die bei Belichtung eintretenden Aenderungen faßt EXNER in folgenden Worten zusammen: „Bei Belichtung des Auges schiebt sich erstens zwischen das Rhabdom des Sehstabes und die Tapetummasse bei vielen Tieren schwarzes Pigment von hinten nach vorne und behindert demnach die Reflexion; auch wo dieses nicht geschieht, lagert sich zweitens die größte Masse des Pigmentes an die vorderen Enden der Sehstäbe, diese einhüllend und von ihnen das Licht abblendend. In der Regel kommt dieses Pigment aus den vordersten Lagen des Ganglion opticum."

Digitized by Google

Durch Untersuchung im ultravioletten Lichte konnte ich nachweisen, daß die körnige Substanz des Krebstapetum verhältnismäßig stark fluoresziert, und es scheint nach dem früher Mitgeteilten nicht ausgeschlossen, daß dessen lichtverstärkende Wirkung nicht nur auf Reflexion, sondern zum Teile auch auf der Umwandlung sehr kurzwelliger, violetter und ultravioletter Strahlen durch Fluoreszenz in das längerwellige, vorwiegend grünliche Licht beruht, das, wie ich zeigen konnte, auch für die bisher untersuchten Krebsaugen unter allen homogenen Lichtern den relativ größten Helligkeitswert hat. —

Das hier in großen Zügen geschilderte Verhalten des Arthropodenauges zeigt bei verschiedenen Arten mannigfache, nicht alle aufzuführende Verschiedenheiten. Nur auf einige physiologisch interessantere Punkte sei kurz eingegangen.

Es ist lange bekannt, daß die verschiedenen Teile eines und desselben Insektenauges nicht alle gleichen Bau zu zeigen brauchen: Im Wirbeltierauge finden wir die nervösen Elemente an gewissen physiologisch ausgezeichneten Stellen schmaler, dichter beieinanderstehend und dadurch zu feinerer Unterscheidung geeigneter; die Ausbildung dieser Teile erfolgt im wesentlichen unabhängig vom brechenden Apparate. Im Arthropodenauge dagegen erfolgt eine analoge feinere Ausbildung des optischen Empfangsapparates in Zusammenhang mit einer entsprechend feineren Ausbildung der den einzelnen nervösen Aufnahmegebilden zugeordneten dioptrischen Teile. Unter sonst gleichen Verhältnissen wird hier ein um so feineres Unterscheiden möglich sein, je größer die Zahl der Einzelfacetten auf einem gegebenen Kugelabschnitte ist. Diese Zahlen schwanken bei verschiedenen Arten innerhalb weiter Grenzen.

Nach älteren Zählungen von Will (1840) hat z. B. *Cicada orni* 11 600, *Sphinx atropos* 11 400, *Vanessa urticae* 4500, *Musca dom.* 4900, *Locusta viridissima* nur 2000 Facetten. Leinemann (1904) hat ausgedehnte Zählungen der Facetten an Coleopterenaugen vorgenommen. Die zahlreichsten Facetten finden sich nach ihm bei Silphiden, z. B. 30 000 bei *Necrophorus germanicus*, ferner bei Hydrophiliden (*Hydr. pic.* 17 650), die kleinste Zahl bei dem (nur 0,9 mm großen) *Trichopteryx grandicollis* mit 45 Facetten, und bei dem 2 mm großen *Bryaxis haematica* mit 32. Notthaft (1881) maß die Größe der einzelnen Facetten und fand sie zwischen 0,016 (bei *Lycaena alexis*) und 0,094 (bei *Cerambyx heros*) schwankend. (Vgl. dort auch die ältere Literatur.)

Für Individuen derselben Art fand Leinemann die Facettenaugen mit der Körpergröße wechselnd und keinen Unterschied in der Facettenzahl zwischen Männchen und Weibchen; Forel zählte für Ameisen bei Männchen 1200, bei Weibchen 800 Facetten.

Aber auch an einem und demselben Facettenauge zeigen die einzelnen Facettenglieder in den verschiedenen Teilen oft wesentlich verschiedene Größe; als bekanntes Beispiel erwähne ich das Libellenauge, wo die nach oben gerichtete Augenhälfte verhältnismäßig große, farbige, die nach vorn und unten gerichtete viel kleinere braune oder schwarze Facetten zeigt. Nach Exner soll hier der obere Teil des Auges zum Erkennen von Bewegungen geeigneter sein, der untere mehr zum Nahesehen dienen.

Durch weitere Differenzierung kommt es in einer Reihe von Fällen zu mehr oder weniger deutlicher Sonderung beider Hälften eines Auges, die bei manchen Arten, wie z. B. bei dem Amphipoden

Digitized by Google

Phronima, zur Bildung jederseits zweier voneinander getrennter Augen führt, so daß die Tiere 4 Augen zu besitzen scheinen. Die Facettenglieder des oberen Auges sind hier um das 9-fache länger als die des unteren.

CHUN (1896) hat in schönen Untersuchungen insbesondere für Schizopoden (aber auch für andere Kruster) gezeigt, daß pelagische Tiefseekrebse vielfach derartige Augenformen in verschiedenen Graden der Entwicklung zeigen; Fig. 30 zeigt ein solches Auge von *Stylocheiron mastigophorum*. Stets findet sich am „Frontauge" eine beträchtliche Verlängerung der Facettenglieder, das Seitenauge kann vollständig schwinden. Solche Umbildungen finden sich nur bei pelagisch lebenden Tiefseekrebsen, während die am Meeresboden lebenden gleiche Augenformen zeigen, wie die Oberflächenkrebse. Dagegen findet sich bei allen Tiefseekrebsen Rückbildung einer der beiden Pigmentlagen, in der Regel des Netzhautpigmentes.

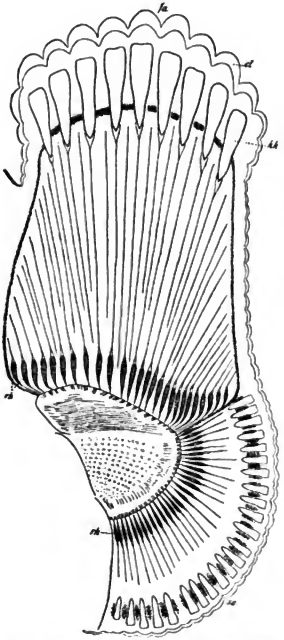


Fig. 30. Facettenauge des Tiefseeschizopoden *Stylocheiron* (nach CHUN). *fa* Frontauge, *sa* Seitenauge, *cl* Cornealinse, *kk* Kristallkegel, *rh* Rhabdom.

Unter den Insekten beschrieb ZIMMER (1898) bei männlichen Ephemeriden (*Cloë*) eine (schon von RÉAUMUR gekannte) interessante Sonderung der Augen in Seitenaugen, die im wesentlichen den Typus des Taginsekten- bzw. Appositionsauges zeigen, und in schwächer gewölbte Frontaugen, die hinsichtlich der Pigmentwanderung und des großen Abstandes der Rhabdome von den Kristallkegeln die Merkmale des Nachtinsekten- bzw. Dunkelauges zeigen. Die Bildung dieser letzteren Augenformen nur bei den Männchen von *Cloë* hängt nach ZIMMER mit der Art der Begattung zusammen, die am Abend in der Weise stattfindet, daß die an Zahl überwiegenden Männchen von unten her an die Weibchen heranfliegen, also in der Richtung nach oben besonders deutlich sehen müssen. Die anderen Ephemeridengattungen zeigen nur Appositionsbilder; dagegen finden sich geteilte Augen noch z. B. bei *Potamanthus* (s. Fig. 31) unter den Ephemeriden, auch sonst sind sie unter Insekten nicht selten (z. B. bei *Ascalaphus, Bibio, Callomyia* u. a.). Bei *Mantis religiosa* liegen

Digitized by Google

die längsten und wenigst divergenten Facettenglieder nach der Seite und unten.

Das von CLAUS (1870) u. A. eingehend beschriebene *Phronima*-Auge zeigt eine besondere optische Eigentümlichkeit darin, daß die birnförmigen Kristallkegel des Frontauges in einen langen, feinen Faden übergehen, der das Licht (ähnlich wie es z. B. in Glasstäben geschieht) durch totale Reflexion zu den relativ weit entfernten Sehstäben hinleitet.

Fig. 31. Geteilte Augen des Männchen von *Potamanthus brunneus* (nach ZIMMER).

Einer etwas anderen Art der Zweiteilung eines Auges begegnen wir beim Taumelkäfer (*Gyrinus natator*), der an der Wasseroberfläche so schwimmt, daß die obere Augenhälfte dem Luftsehen, die untere, unter der Wasseroberfläche gelegene, dem Wassersehen dient; funktionell sind also die Verhältnisse hier ähnlich jenen, die wir im Craniotenauge bei *Anableps tetrophthalmus* (vgl. p. 203) antreffen.

Von den Krusteraugen mögen noch jene der Coricaeiden (*Sapphirina, Corycaeus, Copilia*) Erwähnung finden, die neben ihrem kleinen unpaaren Zyklopenauge noch zwei verhältnismäßig große Seitenaugen besitzen; sie entsprechen je einem Einzelauge des Facettenauges und reichen z. B. bei *Corycaeus* von der Stirn bis in die vorderen Abdominalsegmente. Für *Copilia*, deren Augen von GRENACHER u. A. genauer beschrieben wurden, ergibt sich im wesentlichen folgendes: den vordersten Teil des Auges bildet die verhältnismäßig große Linse, der hintere, weit entfernte und mit ihr durch feine Aufhängebänder verbundene Teil wird von einem Kristallkegel gebildet, der dem pigmentierten, knieförmig gebogenen Sehstabe aufsitzt (vgl. Fig. 32). EXNER (1891) fand, daß dieser durch einen Muskel in lebhafte Bewegungen versetzt wird und nimmt danach an, daß *Copilia* mit diesem ihrem einzigen Netzhautelemente die verschiedenen Stellen des von der Linse entworfenen Bildes abtastet; die zur Wahrnehmung des Bildes führenden Regungen würden hier nicht nebeneinander, sondern nacheinander vermittelt.

Ocelle. Weiter haben wir hier jener merkwürdigen, als Stirnocelle oder Stemmata bezeichneten Bildungen zu gedenken, die bei vielen Insekten und Krebsen (s. u.) als drei kleine, in Dreiecksform angeordnete dunkle Punkte in der Mitte zwischen den Facettenaugen sichtbar sind. Die Funktion dieser Stirnocelle ist noch nicht genügend geklärt. RÉAUMUR lackierte (1735) die Ocelle bzw. die ganze

Digitized by Google

hintere Seite des Kopfes von Bienen und setzte diese in der Nähe ihres Stockes in Freiheit: „Keine wußte den Stock zu finden oder schien ihn zu suchen, sie sind nicht weiter geflogen ... Auch schienen sie das Fliegen nicht schwer zu nehmen. Aber ich habe unter ihnen keine gesehen, die sich in die Luft erhoben hätte, wie es diejenigen tun, deren Netzaugen lackiert worden sind.“ Im Gegensatze hierzu stimmen FOREL, v. BUTTEL-REEPEN, HESSE und andere neuere Forscher darin überein, daß die Stirnocelle „für das Wegfinden der Bienen entbehrlich sind“. Bei Versuchen HESSES (1908) fanden Bienen mit geschwärzten Stirnocellen in der Regel ihren Weg zum Stocke wieder, dagegen keine von jenen, deren Facettenaugen geschwärzt worden waren. Ueber die Einzelheiten des Verhaltens der Insekten mit gefirnißten Facettenaugen bestehen Meinungsverschiedenheiten zwischen PLATEAU und FOREL (vgl. p. 164, 1910), auf die hier nicht einzugehen ist.

Fig. 32. Auge von *Copilia* nach einer unter Benutzung der CLAUSschen Abbildung von EXNER hergestellten Zeichnung. *ab* Bildebene, *no* Nervus opticus.

Abgesehen von den Geradflüglern im engeren Sinne kommen nach HESSE die Stirnocelle nur fliegenden Insekten (wenn auch nicht allen) zu. Bei einer und derselben Art, z. B. Ameisen, besitzen die geflügelten Individuen Ocelle, nicht aber die ungeflügelten, ihr Vorkommen stehe demnach mit der Flugbewegung in einem gewissen Zusammenhange.

FOREL äußert sich dahin, daß die Stirnocelle solcher Insekten, die im übrigen gutes Sehvermögen durch Facettenaugen haben, dazu dienen, „in einer relativ dunklen Umgebung das Licht sowie auch nahe vor ihnen stattfindende Bewegungen zu unterscheiden“. Er stützt seine Vermutung darauf, daß Insekten mit relativ deutlichem Sehvermögen sehr lange und sehr schmale Kristallkegel besitzen, was wegen des großen Lichtverlustes sehr intensives Licht erfordere. Man finde die Frontocelle bei solchen Insekten, die einerseits ein scharfes Sehvermögen brauchen, weil sie zum Teil ein Luftleben führen, andererseits sich im Halbdunkel zurechtfinden müssen, weil sie mehr oder minder dunkle Nester bewohnen. Die Rolle der Ocelle bleibe eine sehr bescheidene, „denn im Halbdunkel in oder auf der Erde sind es stets die Fühler, denen das Führeramt hauptsächlich obliegt.“

Auch HESSE ist der Meinung, daß die Stirnocelle wegen ihrer großen Linsen

Digitized by Google

verhältnismäßig lichtstarke Netzhautbilder geben und dementsprechend für Sehen bei schwachem Lichte geeigneter seien, als Facettenaugen; doch spreche gegen FOREL's Annahme, daß Ocelle vielfach bei Insekten vorkommen, die, wie Libellen und Fliegen, im Halbdunkel nicht zu sehen brauchen. Gegen die gelegentlich geäußerte Vermutung PLATEAUS, daß die Stirnocelle nur rudimentäre Organe ohne nennenswerte Funktion seien, wendet sich HESSE, dem LINK (1908) sich anschließt, mit dem Hinweise auf ihren Bau und die große Mannigfaltigkeit ihrer Einrichtungen, meint aber gleichfalls, daß sie hinter den Facettenaugen an Bedeutung zurückstehen.

Während man die Ocelle vielfach als besonders geeignet zum Sehen in der Nähe auffaßt, meint HESSE im Gegenteil, sie seien besser als die Facettenaugen zur Wahrnehmung von Einzelheiten entfernter Gegenstände geeignet. Seine Vermutung, die Stirnocelle könnten bei „Orientierung über die jeweilige Körperhaltung beim Fluge und damit zur Erhaltung des Gleichgewichtes" eine Rolle spielen, ließe sich vielleicht durch Ausschaltversuche bei geeigneten Tierarten prüfen.

Stirnocelle finden sich nicht nur bei Insekten, sondern auch bei vielen Krebsen. Während sie hier bei den meisten Arten am erwachsenen Tiere neben den Facettenaugen gefunden werden, bilden sie bei den Copepoden auch am Erwachsenen (ebenso wie bei den *Nauplius*-Larven) das einzige Sehorgan. Auch für diese, nur mit Ocellen sehende Tiere (verschiedene Copepodenarten) konnte ich den Nachweis führen, daß deren Erregbarkeit durch Licht in ähnlicher oder gleicher Weise von der Wellenlänge abhängt, wie es bei den Facettenaugen verschiedener Krebse der Fall ist.

Spinnen. Die Augen der Spinnen liegen in der Regel zu 3 oder 4 Paaren (in mannigfach wechselnder Anordnung) am vorderen Ende des Cephalothorax. Der oft erhebliche Glanz dieser Augen bei gewöhnlicher Betrachtung ist wohl wesentlich durch das auch hier vorhandene Retinaltapetum bedingt; die verhältnismäßig große Linse zeigt bei Bestrahlung mit ultraviolettem Lichte lebhafte Fluoreszenz. BERTKAU (1886) teilt die Augen der Spinnen in Hauptaugen, das sind die beiden mittleren, und Nebenaugen, das sind die drei anderen Paare. Letztere sind im allgemeinen vollkommener gebaut als die Hauptaugen, am vollkommensten bei Lycosiden und Thomisiden; BERTKAU meint, sie befähigen, nach der Zahl der Stäbchen zu urteilen, das Tier zu einem ungemein scharfen Sehen in bestimmter Entfernung. Damit stehen die interessanten Versuche PECKHAMS (1894, vgl. p. 160) in Einklang, wonach manche Spinnen ihre Artgenossen auf 25—30 cm und mehr sehen und erkennen; gewisse Springspinnen springen von der einen Hand des Beobachters auf die andere, wenn diese in verschiedenen Versuchen immer weiter entfernt wird, bis sie schließlich 20 cm von der ersten entfernt ist. (Danach muß hier wohl auch die Fähigkeit zu einer gewissen Entfernungsschätzung vorhanden sein.) Der vor ihnen in einiger Entfernung bewegten Hand folgen normale Springspinnen mit entsprechenden Bewegungen ihres Cephalothorax. Werden ihnen die Augen geschwärzt, so nehmen sie ihre Weibchen nicht mehr wahr und unterlassen die Tänze, die sie sonst vor jenen aufführen. (FOREL hingegen gibt gerade für Springspinnen an, daß sie sehr schlecht sähen.)

Im allgemeinen liegt bei Spinnen der optische Empfangsapparat

Digitized by Google

in den vorderen Mittelaugen verhältnismäßig nahe an der Linse, woraus geschlossen wird, daß diese für größere Entfernung eingestellt seien, während die Seitenaugen, bei welchen der Abstand der Sehzellen von der Linse größer ist, als für die Nähe eingestellt betrachtet werden. Eine solche Annahme kann natürlich nur unter der Voraussetzung genau gleicher Linsenwölbungen in beiden Augen zutreffen. Bei der Kleinheit der Augen können geringfügige Wölbungsdifferenzen, die sich der Wahrnehmung mit unseren bisherigen Methoden noch entziehen, hier von ausschlaggebender Bedeutung sein.

Sehschärfe. Die Frage nach der Sehschärfe des Facettenauges, speziell bei Insekten, wird, wie folgende Beispiele zeigen mögen, sehr verschieden beantwortet. (Ich übergehe die älteren, als unhaltbar erkannten Angaben von NOTTHAFT [1881] u. a.)

EXNER (1891) war auf Grund seiner photographischen Aufnahmen des im *Lampyris*-Auge entworfenen Bildes zu dem Schlusse gekommen, daß hier „in der Ausdrucksweise der Ophthalmologen das Netzhautbild einer Sehschärfe von $^6/_{400}$—$^6/_{500}$ SNELLEN entspräche", „nach dem Baue der Augen ist kaum daran zu zweifeln, daß andere Insekten und Krebse mit Superpositionsbildern sehr viel schärfere Netzhautbilder haben".

Nach PÜTTER (1908) soll unter gewissen theoretischen Voraussetzungen (auf die wir hier nicht einzugehen haben), eine Biene „in 1 mm Entfernung Gegenstände von 8 μ erkennen, „also eine Leistung vollbringen, zu der wir ein Mikroskop gebrauchen", ihre „spezifische Sehschärfe" sei der des Menschen um das 172fache überlegen. BEST (1911), der darauf hinweist, daß PÜTTERS Berechnung physikalisch nicht einwandfrei ist, geht vom Auflösungsvermögen des Insektenauges aus, das für das Nahesehen der doppelten Facettengröße entspreche; er kommt so zu dem Ergebnisse, daß das Insektenauge vor allem in der Nähe, in der das Linsenauge überhaupt versagt, eine hohe Sehschärfe habe. „Scharfsichtige Insekten (manche Libellen und Schmetterlinge [Windenschwärmer], auch noch Bienen) sehen in 1 cm so gut wie der Mensch in 1 m." Die Schärfe der Bilder sei für Ferne wie für Nähe annähernd gleich, möglicherweise für die Ferne eine Spur schlechter. BEST betont aber, daß die von ihm gegebenen Daten „für die Insekten nur unter der allerdings sehr wahrscheinlichen Annahme gelten, daß nicht mehrere Einzelommata zusammen einer Empfindung entsprechen, daß jedes Einzelomma seine isolierte Leitung" habe.

Ich verzichte auf weitere Angaben, da es nur sehr bedingten Wert haben kann, auf Grund der bisher vorliegenden anatomischen und physikalischen Daten Betrachtungen über die mögliche Sehschärfe der Komplexaugen anzustellen.

Wenn wir beim Menschenauge von Sehschärfe schlechtweg sprechen, meinen wir, falls nicht ausdrücklich Einschränkungen gemacht werden, die maximale Sehschärfe des normalen Auges in seinem fovealen Bezirke. Auch für das Facettenauge hat die Kenntnis der Leistung eines beliebigen, vielleicht funktionell minderwertigen Bezirkes natürlich viel weniger Interesse für uns, als jene der funktionell ausgezeichnetesten Stellen. Ueber letztere fehlen uns noch genügende Kenntnisse, doch ist schon aus der verschiedenen Größe der Einzelommata zu schließen, daß die verschiedenen Teile eines Insektenauges nicht alle funktionell gleichwertig sind.

Digitized by Google

Für das Menschenauge verdanken wir EWALD HERING den fundamental wichtigen Nachweis, daß die hier trotz nicht sehr scharfer objektiver Netzhautbilder verhältnismäßig große Distinktionsfähigkeit wesentlich durch die physiologischen Umstände der Wechselwirkung der Sehfeldstellen bzw. den Einfluß des Nebenkontrastes ermöglicht ist. Es fehlt uns bisher jede Kenntnis darüber, ob der nervöse Apparat im Komplexauge der Arthropoden ähnliche physiologische Eigenschaften besitzt, ob er in den erwähnten Beziehungen dem Menschenauge nachsteht oder überlegen ist usw., und auch darum werden uns Betrachtungen über den möglichen Grad der Sehschärfe solcher Augen wenig fördern können. Die von manchen Autoren gemachte Annahme einer besonderen „Bewegungssehschärfe" scheint mir physiologisch nicht genügend begründet, jedenfalls zunächst entbehrlich.

Sehen wir zu, ob die Beobachtung des Verhaltens der lebenden Tiere uns vielleicht bessere Grundlagen zur Beantwortung der Frage nach ihrer Sehschärfe geben kann.

PLATEAU schloß aus seinen Versuchen, daß Tagschmetterlinge und Libellen die Bewegungen eines großen Gegenstandes nur bis zu einer Entfernung von 2 m zu sehen vermögen, FOREL dagegen meint, daß diese Arthropoden Vorgängen, die sich weiter entfernt abspielen, keine große Aufmerksamkeit schenken, ist aber sicher, durch seine Bewegungen die Aufmerksamkeit von Schmetterlingen etc. häufig aus einer Entfernung von mehreren Metern erregt zu haben (von Bienen z. B. durch Schwenken eines Taschentuches aus 3 m Entfernung). Indessen gibt FOREL zu, daß die meisten Insekten sehr kleine Gegenstände nicht wahrzunehmen vermögen und daß ihr Gesichtssinn, besonders wenn es sich um größere Entfernungen handle, bei weitem nicht so scharf sei, wie der unsere. (Lit. vgl. p. 164, FOREL 1910.)

PLATEAU stellte mit einem aus vertikalen Scheidewänden zusammengestellten „Labyrinth" und mit weitmaschigen Netzen Versuche an, aus welchen er schloß, daß die von ihm untersuchten Wespen etc., die gegen die Netze flogen, keine Formen sehen. FOREL gibt jenen Versuchen eine andere, wie mir scheint, richtigere Deutung; er selbst schließt aus seinen Beobachtungen, daß Insekten die Umrisse und Formen der Dinge mehr oder minder undeutlich sehen, „und zwar um so undeutlicher, je kleiner die Zahl der Facetten, je kürzer der Glaskörper, je weiter entfernt oder je kleiner der Gegenstand ist. Insekten mit größeren Augen und mehreren tausend Facetten vermögen ziemlich scharf die Formen zu erkennen". „Ein sehr deutliches Sehen ist bei den allerwenigsten Insekten vorhanden." Mit Recht betont FOREL, daß einer Wespe die Fähigkeit, Formen zu sehen, nicht abgesprochen werden dürfe, wie es PLATEAU wollte, weil sie aus einem Meter Entfernung auf einen in der Wand eingeschlagenen Nagelkopf stürzt, den sie für eine Fliege hält. FOREL beobachtete, wie eine Wespe, der er auf einem Tische getötete Fliegen vorlegte, diese nacheinander wegholte, ebenso Spinnen und Insekten von nicht zu verschiedener Größe. Viel größere und viel kleinere Insekten beachtete sie dagegen nicht.

Mit welcher Schärfe manche Insekten auch verhältnismäßig kleine, fast punktförmige Objekte unter bestimmten Bedingungen sehen können, möge eine Beobachtung zeigen, die vielleicht, in passender Weise systematisch verfolgt, zur Klärung der uns beschäftigenden Fragen führen kann. Ich fütterte an sonnigen Tagen junge Forellen an einer seeartigen Erweiterung eines Gebirgsbaches, indem ich kleine Insekten (Ameisen, Culiciden u. a.) auf den hier unbewegten Wasser-

Digitized by Google

spiegel warf. In dem Augenblicke, wo diese Tierchen die Wasseroberfläche berührten, schossen jedesmal aus einem gegenüberliegenden Erlenbusche, aus ca. 2—3 m Entfernung, einige größere Fliegen in gerader Linie nach den kleinen Objekten auf dem Wasserspiegel. (Einen Teil davon trugen sie fort, andere ließen sie, nachdem sie sie genauer untersucht hatten, liegen.) Ich halte es wohl für möglich, daß man bei planmäßigen Versuchen in der angedeuteten Weise — plötzliches Sichtbarmachen kleinster Punkte — etwas der „Punktsehschärfe" beim Menschen Entsprechendes auch bei diesen Arthropoden wird ermitteln können.

Auch an Raupen stellte PLATEAU Versuche an und zwar in der Weise, daß er solchen Tieren, die bis an das Ende eines horizontalen Stäbchens gekrochen waren, einen vertikalen Zweig von 30 cm Höhe und 5 cm Dicke näherte und den Augenblick ermittelte, wo die Raupe deutlich und unzweifelhaft Versuche machte, den Ast zu erreichen. Dies geschah durchschnittlich erst bei $^1/_2$—2 cm Abstand, während das Tier sich größeren Gegenständen, wie dem Körper des Beobachters, schon bei 40 cm Abstand zuwandte. FOREL, der sich gegen PLATEAUS Schlußfolgerungen ans den angeführten Versuchen wendet, glaubt, daß Raupen „etwas weniger undeutlich aus naher Entfernung als aus weiter sehen, worin sie den anderen Arthropoden, besonders denen mit einfachen Augen gleichen".

DEMOLL (1909) beobachtete bei *Squilla* noch deutliche Fixierbewegungen der Augen, wenn er bei diffusem Lichte unter Wasser eine schwarze Kugel von 12 mm Durchmesser in einem Abstande von 80 cm von dem Tiere mäßig bewegte. DOFLEIN (1910) berichtet über interessante Versuche an dekapoden Krebsen, die kleinen, vor ihrem Aquarium bewegten Gegenständen mit ihren eigenen Bewegungen folgen. Bei *Galathea* geschieht dies mit der auf der entsprechenden Seite befindlichen äußeren Antenne: Ueber $1^1/_2$ m entfernte Gegenstände riefen, selbst wenn sie sehr groß waren, keine Reaktion mehr hervor. Kleine weiße Blättchen von 2 qcm Größe lösten Antennenbewegungen aus ca. 40 cm Abstand aus, $^1/_2$ qcm große nur aus ca. 10 cm Entfernung.

Endlich seien die Ausschaltversuche FORELS an Ameisen kurz erwähnt, um an einem weiteren Beispiele zu zeigen, wie verwickelt die hier zu lösenden Fragen sind. Für *Camponotus ligniperdus* hatte FOREL früher gefunden, daß Tiere mit geschwärzten Augen ihren Weg zum Neste eben so gut zurückfinden, wie normale. Später fand er bei analogen Versuchen an *Formica pratensis*, daß hier der Gesichtssinn eine größere Rolle spiele, und daß der Verlust desselben „sie außerordentlich behindert, falls man sie nur weit genug von ihrem Neste entfernt". Doch aber fand er auch hier, daß „ohne Antennen die Ameisen ganz verloren sind, ohne Augen finden sie noch so ziemlich ihren Weg, vorausgesetzt, daß die ihnen gestellte Aufgabe keine zu schwierige ist". „Völlig blinde *Eciton*, *Aenictus* und *Dorylus*-Arten finden sich mit Hilfe ihrer Fühler allein vortrefflich und rasch auf große Entfernungen zurecht."

Im Hinblicke auf einige unzutreffende Angaben aus den letzten Jahren sei hier noch die Frage nach der Bedeutung der Beugung des Lichtes für das Sehen des Cranioten- und des Facettenauges kurz erörtert.

Digitized by Google

Es ist bekannt, daß die von einem leuchtenden Punkte ausgehenden Lichtstrahlen an den Rändern der Pupille eine Ablenkung durch Beugung erfahren, in deren Folge selbst bei aberrationsfreien Systemen der Objektpunkt nicht wieder als Punkt, sondern als kleine helle Scheibe („Beugungsaureole") abgebildet wird; sie ist von einer Anzahl konzentrischer Ringe umgeben, deren Helligkeit und gegenseitiger Abstand nach der Peripherie hin rasch abnimmt. Schon SCHWERD hat (1835) zur Berechnung des Durchmessers dieser Scheiben die Formel angegeben: $D = 2{,}44 \frac{\lambda f}{p}$, worin λ die Wellenlänge des benützten Lichtes, p den Pupillendurchmesser und f den Abstand der Pupille von der Netzhaut bedeutet (den wir für das reduzierte Auge der hinteren Brennweite gleichsetzen können). Für Licht von der mittleren Wellenlänge von 500 $\mu\mu$ beträgt der Durchmesser des Beugungsscheibchens im menschlichen Auge:

bei 4 mm Durchmesser = 0,0061 mm
„ 2 „ „ = 0,0122 „

Die Angaben über die Durchmesser der Zapfen in der menschlichen Fovea schwanken zwischen 2—2,5 μ und 4,5—5,4 μ. FRITSCH gibt (1908) nach Bestimmungen an den Augen von Europäern und anderen Kulturrassen Werte von 1,5—6 μ an. Schon bei der mittleren Pupillenweite von 4 mm muß danach allein infolge der Beugung in einem von sphärischer und chromatischer Aberration freien Auge das Netzhautbild eines leuchtenden Punktes noch größer sein als ein Zapfenquerschnitt, selbst wenn wir die größten der angeführten Werte für die Zapfen zugrunde legen; sind aber die kleineren Werte richtig, so hat das Beugungsbild einen Durchmesser, der jenem von 2—3 oder noch mehr Zapfen entspricht. Danach ist die Angabe PÜTTERS zu berichtigen, daß „die absolute Größe des Beugungsbildchens nicht größer als das Außenglied eines Zapfens der Fovea ist".

Bei anderen Wirbeltieren finden wir vielfach wesentlich engere Pupillen als beim Menschen, zum Teile solche von nur 1 mm Durchmesser oder noch weniger; es sind dies aber im allgemeinen auch wesentlich kleinere Augen mit entsprechend kurzer Brennweite, so daß im großen und ganzen die Werte für D in der SCHWERDschen Formel auch für andere Wirbeltiere wahrscheinlich (genauere Bestimmungen der hinteren Brennweiten fehlen) keine wesentlich anderen sein dürften, als ceteris paribus für das Menschenauge. Für dieses ist es vom physikalischen Standpunkte vollständig ausgeschlossen, daß von einem leuchtenden Objektpunkte ein Bild von der Größe eines Zapfenquerschnittes auf der Netzhaut zustande kommt, wenn man auch die lichtschwächeren Teile des Beugungsbildchens und die chromatische Aberration in Betracht zieht; im wesentlichen das gleiche gilt wohl auch für die meisten anderen Wirbeltieraugen, wenn auch hier vielfach größere Zapfendurchmesser gefunden werden, als im menschlichen Auge; zu vergleichender Betrachtung dürften natürlich auch bei den Tieraugen nur die Werte für die Elemente an der Stelle des schärfsten Sehens herangezogen werden.

PÜTTER (1908) meint die Anschauungen über die Bedeutung der Beugung für die Sehschärfe des Wirbeltierauges ohne weiteres auch auf das Arthropodenauge anwenden zu können. Mit Recht hat aber schon

Digitized by Google

DEMOLL (1910) darauf hingewiesen, daß dies irrig ist, da es sich ja nach unseren heutigen Anschauungen im Facettenauge (zunächst im Appositionsauge) nicht um das Zustandekommen eines Bildes, wie im Wirbeltierauge, sondern im wesentlichen um die Weiterleitung der Lichtstrahlen von einer Facette zum zugehörigen Rhabdom handelt. Die Beugung kommt also für die Sehschärfe hier nicht wesentlich in Betracht. (Analoges gilt, wie DEMOLL gleichfalls zeigte, auch für das Superpositionsauge.)

Binoculares Sehen. Ueber das zweiäugige Sehen mit Facettenaugen sind unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft. DEMOLL (1909) stellte an Schmetterlingen ähnliche Untersuchungen an, wie sie v. TSCHERMAK früher für die Vögel vorgenommen hatte (s. p. 759). Er bestimmte mittels des Augenspiegels bei Schmetterlingen die Größe des binokularen Sehfeldes und seinen Abstand vom Vorderende des Kopfes und fand, daß bei allen untersuchten Tieren der normal ausgestreckte Rüssel zu einem Drittel bis zu einem Viertel seiner Länge noch in den binokularen Sehraum zu liegen kommt. Er vermutet, insbesondere auf Grund des Verhaltens fliegender und sich niederlassen der Schmetterlinge, daß auch sie die Fähigkeit der Entfernungswahrnehmung besitzen, und hält es für wahrscheinlich, daß das stereoskopische Sehen durch analoge Vorgänge vermittelt wird, wie bei uns. Die Möglichkeit scheint mir nicht ausgeschlossen, über diese Fragen etwa durch Ausschalten eines Auges bei passenden Insekten einigen Aufschluß zu bekommen: ist beim Niederlassen der Tiere auf Blumen, Stengel etc. die stereoskopische Tiefenwahrnehmung von wesentlicher Bedeutung, so werden sich solche Tiere mit einseitig ausgeschalteten Augen vielleicht merklich unsicherer verhalten als normale.

Augenbewegungen. Ueber Bewegungen von Facettenaugen liegen interessante Beobachtungen insbesondere an Krebsen vor, bei welchen ja die Augen zum Teile auf langen, leicht beweglichen Stielen sitzend gefunden werden. Wir haben schon im ersten Teile an verschiedenen Beispielen gesehen, in welcher Weise Augenbewegungen durch Belichtung ausgelöst werden können. (So bei *Daphnia, Podopsis, Squilla* u. a).

Eine eingehende Analyse der Augenbewegungen bei *Squilla* verdanken wir DEMOLL (1909). Die ausführliche Wiedergabe der etwas verwickelten Verhältnisse ist hier nicht am Platze, nur die allgemein physiologisch bemerkenswerte Beobachtung sei erwähnt, daß DEMOLL bei Annähern einer schwarzen Papierkugel Konvergenzbewegungen beider Augenstiele eintreten sah; wurde ein Auge durch Verdecken mit schwarzem Lack ausgeschaltet, so machte auch dieses häufig Reflexbewegungen, die jenen des anderen symmetrisch waren.

Weiter ist physiologisch von großem Interesse, daß auch bei solchen Krebsen, ähnlich, wie wir es oben (p. 207) für das Wirbeltierauge besprochen haben, Aenderungen der Körperstellung Kompensationsbewegungen der Augen zur Folge haben. Diese reflektorischen Augenbewegungen sind insbesondere durch die von KREIDL (1893) aufgedeckten Beziehungen zum Otolithenapparate von besonderem Interesse: Letzterer besteht bekanntlich aus einem mit dem umgebenden Wasser in offener Verbindung stehenden Bläschen, dessen

Digitized by Google

innere Oberfläche feinste Haare trägt; bei manchen Krebsen liegen auf den Härchen kleine „Otolithen", die die Krebse bei jeder Häutung aus ihnen eben zur Verfügung stehendem Material neu herstellen. KREIDL bot den Tieren fein verteiltes Eisen und brachte sie dazu, daß sie dieses statt der Otolithen in die Säckchen brachten; näherte er nun einen Magneten, so drehten die Tiere den Körper nach einer und gleichzeitig die Augen nach der entgegengesetzten Seite.

Bei Rotation des Körpers auftretende Kompensationsbewegungen der Augen beschrieb FRÖHLICH (1904) für *Penaeus*; Zerstörung einer Statocyste setzte die kompensatorischen Augenbewegungen derselben Seite auf ein Minimum herab. Bei *Carcinus maenas* dagegen soll nach BETHE jede Statocyste hauptsächlich auf das Auge der Gegenseite wirken. DEMOLL fand für *Squilla*, daß die Kompensationsbewegungen in genau gleicher Weise, wie bei normalen, auch bei solchen Krebsen erfolgen, deren Augen durch Lackieren ausgeschaltet sind. (Eine entgegengesetzt lautende Angabe BETHES glaubt er auf Beobachtungsfehler zurückführen zu können.) Solche kompensatorische Augenbewegungen finden sich auch bei Wirbellosen ohne Otocysten, z. B. Insekten, wo sie nach LYON (1899) aufhören sollen, wenn die Tiere geblendet werden.

Die Augenbewegungen bei Krebsen ohne Otolithen wurden unter Anderen von CLARK (1894) und BETHE (1897) studiert. Auch hier fand sich weitgehende Aehnlichkeit mit den Verhältnissen beim Wirbeltiere insofern, als die Augen bei passiven Drehungen des Körpers vielfach entsprechende Kompensationsbewegungen von zum Teile beträchtlichem Umfange machen; sie erfolgen z. B. bei Drehung um die Querachse nach BETHE in einem Umfange von 75—95°. Auch bei Drehung um die Längsachse erfolgen Augenbewegungen in entgegengesetzter Richtung und gleichzeitig Rotationen um die Augenachse selbst. (Die Versuche von CLARK wurden an *Gelasimus pugilator* und an *Platyonychus ocellatus* vorgenommen.)

Auf der Drehscheibe beobachtet man einen kleinschlägigen Nystagmus, den BETHE bei *Carcinus* auch während der gewöhnlichen Seitwärtsbewegungen des Tieres auftreten sah. Diese Kompensationsbewegungen sind an das Vorhandensein der Otocysten gebunden und hören nach deren Entfernung auf, dagegen werden die Augenbewegungen beim aktiven Laufen dadurch nicht beeinflußt. Einseitige Otocystenentfernung hat nach BETHE Herabsetzung der Kompensationsbewegungen im gekreuzten Auge zur Folge.

2. Andere Augenformen.

Für die Bildung von Einsenkungen an den die Sehorgane tragenden Stellen der Körperoberfläche mag wohl der dadurch gegebene relative Schutz der empfindlichen Elemente wesentlich mitbestimmend sein; andererseits gibt die so herbeigeführte Vergrößerung der Oberfläche die Möglichkeit zu einer Vermehrung der nervösen Elemente innerhalb eines bestimmten Hautbezirkes. Dieses durch eine zunächst ziemlich flache Einsenkung charakterisierte Stadium pflegt man als „epitheliales Pigmentbecherocell" zu bezeichnen. Durch Vertiefung und Ausdehnung wird aus der Grube allmählich eine sackartige Bildung mit verhältnismäßig kleiner Oeffnung; unter den Mollusken zeigen z. B. *Haliotis* und *Nautilus* (s. p. 244) eine solche Form des Sehorgans, die physikalisch im wesentlichen dem Typus der sogenannten Lochkamera entspricht: auch ohne Linse kommt ein umgekehrtes Bild zustande, das um so schärfer, aber um so lichtschwächer wird, je enger die Oeffnung des Säckchens ist; die Schärfe des Bildes ist für verschieden weit entfernte Gegenstände angenähert gleich groß.

Digitized by Google

Ist die Sehgrube, wie bei *Haliotis*, mit Sekretmasse gefüllt, so kann letztere, wenn Index und Durchsichtigkeit genügend groß sind, bei passend konvexer Außenbegrenzung schon eine Linsenwirkung herbeiführen. Bei anderen Mollusken kommt es zur Bildung typischer, mehr oder weniger regelmäßig geformter Linsen und damit eines Sehorgans, das dioptrisch dem Craniotenauge ähnlich ist und mit ihm insbesondere auch die verhältnismäßig beträchtliche Lichtstärke des Netzhautbildes teilt, welche durch die relative Größe der Linse ermöglicht wird. So entsteht unter den Molluskenaugen das höchstentwickelte bei den höheren Cephalopoden, das in vieler Beziehung so überraschende Aehnlichkeit mit jenem der Wirbeltiere zeigt. —

Wir können hier selbstverständlich nicht alle Formen von Sehorganen besprechen, welchen wir bei Wirbellosen begegnen; nur einige wenige Beispiele seien angeführt, um zu zeigen, wie auch bei anderen Tierarten als den Arthropoden aus den primitiven, nur der Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden dienenden Sehorganen verschiedene Formen zusammengesetzter Augen sich entwickelt haben.

Sehr gut läßt sich solches nach Hesse (1908) an den verschiedenen epithelialen Sehorganen auf den Kiemen der Röhrenwürmer verfolgen: Die einfachsten Formen stellen (z. B. bei *Vermilia*) lockere Reihen divergierender Ocelle dar, die bei anderen Arten (*Protula*) sich zu dichteren Gruppen zusammenschließen, bei wieder anderen „enggeschlossene Verbände bilden, in denen sich die Ocelle dicht aneinanderlegen". Noch größere Komplexe solcher Art finden sich bei *Branchiomma*, „die Einzelocelle sind kegelförmig, die Kegelbasis nach außen gekehrt. Bei enger Zusammenordnung ergibt sich damit von selbst eine gleichmäßige Divergenz ihrer Achsen". „Dicht unter der Cuticula liegt in jeder Sehzelle eine etwa plankonvexe Linse; diese bewirkt wahrscheinlich, daß alle ganz oder nahezu in der Achsenrichtung auf die Oberfläche des Ocellus auffallenden Strahlen auf den rezipierenden Stiftchensaum vereinigt werden, daß dagegen die schräg einfallenden Strahlen eine Ablenkung gegen den Pigmentmantel erleiden." Auch bei diesen Würmern kommt also auf dem angedeuteten Wege ein im Prinzip ähnlich wirkendes Sehorgan zustande, wie das Facettenauge der Arthropoden.

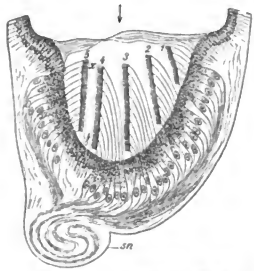


Fig. 32a. Querschnitt durch die Retina von *Pterotrachea mutica* (nach Hesse). *1—5* erste bis fünfte Gruppe von Sehzellen mit ihrem Stiftchensaume, *sn* Sehnerv; der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalles.

Bei Heteropoden (*Carinaria*, *Pterotrachea*) zeigt die Netzhaut, die hier den Grund des taschenförmig gebildeten, mit einer großen Linse versehenen Auges auskleidet, eine besondere Anordnung: es sind „die Enden der Sehzellen in mehreren kantig vorspringenden Längsleisten (vgl. Fig. 32a *1—5*) angeordnet, und ihre rezipierenden Elemente liegen jedesmal in einer schmalen, langgestreckten Ebene, deren schmaler Durchmesser (*xy*) in die Richtung der Augenachse

Digitized by Google

fällt" (Hesse). Die Sehelemente stehen also (auf dem Schnitte) etwa so, wie die Zinken eines Kammes, der in seiner Längsrichtung von Licht getroffen wird. Hesse meint, auch diese Einrichtung diene dem Entfernungssehen, indem entferntere Lichtquellen die mehr nach vorn gelegenen Sehzellen, nähere dagegen gleichzeitig die weiter rückwärts gelegenen erregten. Es ist aber nicht zu vergessen, daß ein Lichtpunkt jedesmal die ganze Reihe der Sehzellen erregen muß: wenn eine oder eine kleine Gruppe von Sehzellen der Stelle entspricht, wo das Bild des Lichtpunktes am schärfsten ist, so wird gleichzeitig auf den nach vorn und nach hinten davon gelegenen Zellen ein etwas anders gestalteter Querschnitt des gebrochenen Strahlenbündels zur Abbildung kommen. —

Fig. 33.

Fig. 33. Schnitt durch den hinteren Augenabschnitt einer *Sepia elegans*, die $1^1/_2$ Stunden diffusem Lichte ausgesetzt gewesen war. Das Präparat zeigt die verschiedene Entwicklung des nervösen Apparates an verschiedenen Netzhautstellen und die Verschiedenheiten der Pigmentwanderung in den mittleren und in den seitlichen Teilen.

Fig. 34. Stück aus dem lange belichteten Auge von *Todaropsis Veranyi*, etwas stärker vergrößert.

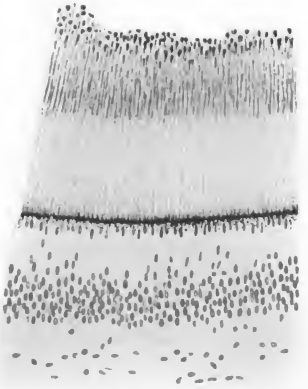


Fig. 34.

Vom Cephalopodenauge (über dessen Akkommodation vgl. den 3. Teil) mögen hier nur einige physiologisch interessantere Eigentümlichkeiten der Netzhaut kurz besprochen werden.

Die Netzhaut der Kopffüßer besteht im wesentlichen aus langen, regelmäßigen, stäbchenartigen Gebilden, die gegen den Glaskörper sehen und an ihrer skleralwärts gerichteten Basis eine breite Pigmentzone zeigen. Nach außen von dieser findet sich eine den Nerven-

Digitized by Google

fasern zugehörige Kernlage (vgl. z. B. Fig. 33 und 34); man unterscheidet danach an jeder Zelle Kern-, Sockel- und Stäbchenregion. Die Nervenfasern verlaufen als feinste Fibrillen zwischen je 2 Rhabdomen bis zur inneren Oberfläche der Netzhaut, wo sie in feine Knöpfchen endigen (HESSE 1900). Während man früher angenommen hatte, die Cephalopodennetzhaut sei überall gleichmäßig dick und die Verteilung der Stäbchen in ihr eine sehr gleichmäßige, konnte ich (1905) zeigen, daß auch in diesen Sehorganen bei manchen Arten die Sehelemente an gewissen Stellen im Interesse schärferen Sehens eine besondere Ausbildung erfahren haben.

In der Ausbildung der Netzhaut bei verschiedenen Arten lassen sich nach meinen Untersuchungen drei Stufen unterscheiden: 1) Eine allenthalben angenähert gleichmäßig dicke Netzhaut mit überall gleichmäßig dichtstehenden Stäbchen fand ich bei *Loligo* und *Todaropsis*.

2) Netzhäute mit einem feinen, etwas über der Mitte des hinteren Augenabschnittes wagerecht durch die Netzhaut ziehenden Streifen, innerhalb dessen die Stäbchen beträchtlich länger und schmäler sind, als in der Umgebung, besitzen unter anderen *Sepia*, *Eledone*. Die Größe des Unterschiedes der Stäbchendicke an verschiedenen Stellen ergibt sich z. B. daraus, daß ich bei einer *Eledone* im Streifengebiete 81 000 Stäbchen auf einem Quadratmillimeter zählte, außerhalb dessen nur 40 000. Für eine *Sepia* waren die entsprechenden Werte 105 000 und 40 000.

Dieser Streif entspricht nicht, wie BEER angab, der Eintrittsstelle der zahlreichen Nervuli optici in das Auge, ist vielmehr von diesen unabhängig und seine Lage ist offenbar wesentlich durch die Sehbedürfnisse der Tiere, nicht durch anatomische Beziehungen zum Sehnerven bedingt.

Die unter dem Einflusse des Lichtes erfolgende Pigmentwanderung geht innerhalb dieses Streifs in etwas anderer Weise vor sich als in der übrigen Netzhaut (ähnlich wie ich dies oben für entsprechende Stellen in verschiedenen Wirbeltieraugen beschrieb). Zweifellos haben wir es hier mit einem Streif des deutlichsten Sehens zu tun; für die nicht nur vorwärts, sondern vielfach auch rückwärts schwimmenden Cephalopoden ist eine solche streifenförmige Anordnung der Stellen besten Sehens von leicht ersichtlicher Bedeutung. (Eine frühere Angabe HENSENS über Vorkommen eines gelben Fleckes bei den von ihm untersuchten Cephalopoden beruht auf einem Irrtum, der vermutlich durch pathologische Bildungen veranlaßt wurde, welchen wir hier nicht selten begegnen.)

3) Netzhäute mit einer foveaähnlichen Stelle des deutlichsten Sehens, innerhalb deren die Stäbchen außerordentlich lang und schmal gefunden werden, hat CHUN (1903) bei Tiefseecephalopoden nachgewiesen.

RAWITZ wies (1891) zuerst nach, daß auch im Cephalopodenauge das Pigment unter dem Einflusse des Lichtes glaskörperwärts vorrückt. Verschiedene Widersprüche in den Literaturangaben über die Farbe der Cephalopodennetzhaut im gehärteten Präparat konnte ich durch den Nachweis aufklären, daß diese Farbe wesentlich durch die Belichtung des Auges während der letzten Lebensstunden bestimmt ist: Nach vorausgegangener Belichtung erscheinen alle Cephalopodennetzhäute infolge Vorwanderns des Pigments zur vitralen Netzhautoberfläche braun bis schwarz; die Schnelligkeit, mit der das Pigment wandert, ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden. In der Regel rückt zuerst jenes in den peripheren Teilen der unteren Netzhautpartien vor, danach das Pigment in der oberen Peripherie; bei einem bestimmten Belichtungsgrade können die mittleren Netzhaut-

Digitized by Google

partien im gehärteten Auge als mehr oder weniger verwaschener hellgrauer Streif in dunkler Umgebung erscheinen.

Innerhalb des vorher erwähnten Streifs des deutlichsten Sehens wandert im allgemeinen das Pigment bei Belichtung langsamer vor und zieht sich bei Verdunklung rascher zurück als in der übrigen Netzhaut (vgl. z. B. Fig. 33 nach der Netzhaut einer *Sepia elegans*, die $1^1/_2$ Stunde diffusem Tageslichte ausgesetzt gewesen war). So kommt es, daß diese Netzhautpartien, die man früher nur als „helles Streifen" kannte, durchaus nicht immer als ein solcher in dunkler Umgebung, sondern auch als dunkler, ja fast schwarzer Streif in heller Umgebung erscheinen können. Die Frage nach dem Zusammenhange dieser Eigentümlichkeiten mit der Lebensweise der Tiere bedarf noch besonderer Bearbeitung.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Cephalopoden, wie angenommen wurde, „vollständig blind" sind, solange die Endknöpfchen der Netzhautfibrillen im Lichtauge von Pigment überzogen sind: auch bei extremer Vorwanderung des Pigmentes nach langdauernder Belichtung wird noch Licht zu den Stäbchen gelangen, die Tiere dürften dann im wesentlichen etwa so sehen, wie durch ein mehr oder weniger dunkel gelbes Glas.

Literatur.

Dioptrik. Sichtbare Lichtwirkungen am Sehorgan.

(Vgl. auch Literatur zum 1. und 3. Teil.)

1734—42 **Réaumur**, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Amsterdam.*

1826 **Müller, Joh.**, *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes.*

1829 — *Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und bei den Crustaceen. Arch. Anat. Physiol.*

1836 **Hassenstein**, *De luce ex quorundam animalium oculis prodeunte etc. Jena.*

1845 **Brücke**, *Anatomische Untersuchungen über die sogenannten leuchtenden Augen bei den Wirbeltieren. Arch. f. Anat., Physiol. und wiss. Med.*

1852 **Gottsche**, *C. M., Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen. Arch. f. Anat. u. Physiol.*

1864 **Leydig**, *Das Auge der Gliedertiere, Tübingen.*

1866 **Schultze, M.**, *Anatomie und Physiologie der Netzhaut. Arch. f. mikrosk. Anat.*

1867 **Czerny**, *Ueber Blendung der Netzhaut durch Sonnenlicht. Sitz.-ber. d. W. Akad. d. Wissensch., Bd. 56.*

— **Schultze, M.**, *Ueber Stäbchen und Zapfen der Netzhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3.*

1868 — *Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten, Bonn.*

1872 **Leydig**, *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen.*

1875 **Breuer**, *Beiträge zur Lehre vom statischen Sinn, Wien.*

— **Exner**, *S., Das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitz.-ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 72, Abt. 3.*

— **Grenacher, H.**, *Zur Morphologie und Physiologie des facettierten Arthropodenauges. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen.*

— **Mach**, *Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig.*

1876 **Leuckart**, *Organologie des Auges. Handb. d. ges. Augenheilk. v. Gräfe-Sämisch.*

1877 **Grenacher, H.**, *Untersuchungen über das Arthropodenauge. Beil. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., Jahrg. 15.*

— **Kühne**, *Ueber den Sehpurpur. Unters. a. d. Phys. Inst. Heidelberg, Bd. 1.*

1878 **Angelucci**, *Histologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbeltiere. Du Bois-Reymonds Arch.*

— **Kühne**, *Das Sehen ohne Sehpurpur. Unters. a. d. Phys. Inst. Heidelberg.*

1879 **Grenacher, H.**, *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen.*

— **Kühne**, *Hermanns Handb. d. Physiol. d. Sinnesorgane.*

1880 **Kühne und Sewall**, *Zur Physiologie des Sehepithels, insbesondere der Fische. Untersuchungen a. d. physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 3, p. 89.*

— **Matthiessen**, *Untersuchungen über den Aplanatismus und die Periskopie der Kristallinsen in den Augen der Fische. Arch. d. ges. Physiol., Bd. 21.*

1881 **Krause**, *Ueber die Retinazapfen der nächtlichen Tiere. Arch. f. mikr. An., Bd. 19.*

— **Leydig**, *Die augenähnlichen Organe der Fische, Bonn.*

Digitized by Google

1881 **Notthaft, J.**, *Ueber die Gesichtswahrnehmungen vermittels des Facettenauges. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Bd. 12.*
1882 **Angelucci**, *De l'action de la lumière et des couleurs sur l'épithélium rétinien. Bull. de la Soc. méd. Gand, p. 100 u. 172.*
— **Brücke** und **Preusse**, *Ueber das Tapetum der Haussäugetiere. Arch. f. Tierheilk., Bd. 8, p. 264.*
— **Hirschberg**, *Zur Dioptrik und Ophthalmoskopie der Fisch- und Amphibienaugen. Arch. f. Physiol.*
1884 **Plateau**, *Zoologie élémentaire, Mons.*
1885 **Engelmann**, *Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen unter dem Einfluß des Lichtes und des Nervensystems. Pflügers Arch., Bd. 35.*
— **Carrière**, *Die Sehorgane der Tiere vergleichend-anatomisch dargestellt, München.*
1886 **Bertkau**, *Die Augen der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27.*
— **Krause**, *Die Retina der Fische. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 3.*
— **Matthiessen**, *Beiträge zur Dioptrik der Kristalllinse. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde.*
— — *Ueber den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und Fische. Pflügers Arch., Bd. 38.*
1887 **van Genderen Stort**, *Ueber Form- und Ortsveränderung der Netzhautelemente. v. Gräfes Arch. f. Ophth., Bd. 33.*
1888 **Kellogg, V. L.**, *The divided eyes of Arthropoda. Zool. Anz., Bd. 21.*
1889 **Aurivillius, C.**, *Die Maskierung der oxyrhynchen Dekapoden. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 23, Stockholm.*
— **Chievitz**, *Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Suppl.*
— **Exner**, *Durch Licht bedingte Verschiebung des Pigmentes im Insektenauge. Ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. z. Wien, Bd. 98, p. 143.*
— **Fick, A. E.**, *Ueber die Lichtwirkungen auf die Netzhaut des Frosches. Verhandl. d. Ophth. Ges. zu Heidelberg.*
1890 **Stefanowska, M.**, *La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Rec. Zool. Suisse, T. 5.*
— **Szczawinska, V.**, *Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés etc., Arch. Biol., T. 10.*
1891 **Berlin**, *Ueber die Schätzung der Entfernungen bei Tieren. Ztschr. f. vergl. Augenheilk., Bd. 7, Heft 1.*
— **Chievitz**, *Ueber das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*
— **Exner, S.**, *Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig u. Wien.*
— **Fick, A. E.**, *Untersuchungen über die Pigmentwanderung in der Netzhaut des Frosches. Arch. f. Ophth., Bd. 37.*
— **Ranvitz**, *Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Heft 5 u. 6.*
1892 **Ewald, J. R.**, *Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus, Wiesbaden.*
— **Krause**, *Die Retina. Die Retina der Fische. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 9.*
— **Lee**, *Ueber den Gleichgewichtssinn. Ctbl. f. Physiol., Bd. 6.*
— **Viallanes, H.**, *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropodes. Ann. Sc. nat., (7) T. 13.*
1893 **Beranek**, *Etude sur l'embryogénie et sur l'histologie de l'oeil atrophié. Rev. Suisse de Zool.*
— **Kreidl, A.**, *Versuche an Krebsen. K. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. 102, p. 1.*
1894 **Bethe**, *Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Ctbl., Bd. 14.*
— **Birnbacher**, *Ueber eine Farbenreaktion der beleuchteten und unbeleuchteten Netzhaut. Arch. f. Ophth., Bd. 40.*
— **Clark**, *Ueber Gleichgewichtsphänomene in gewissen Crustaceen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 8.*
— **Kiesel, A.**, *Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges. Sitz.-ber. d. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 53, Abt. 3.*
— **Ramon y Cajal**, *Die Retina der Wirbeltiere. Uebersetzt von R. Greeff, Wiesbaden.*
1895 **Grenacher**, *Ueber die Retina der Cephalopoden. Zool. Anz., Bd. 18, No. 480.*
— **Köttgen** und **Abelsdorff**, *Die Arten des Sehpurpurs in der Wirbeltierreihe. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, Bd. 38.*
1896 **Abelsdorff**, *Ueber Sehpurpur und Augenhintergrund bei den Fischen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*

Digitized by Google

1896 **Chun**, *C., Atlantis, Bibl. Zool., H. 19, Stuttgart.*
— **Nagel**, *Ueber kompensatorische Raddrehung der Augen. Ztschr. f. Psych. u. Phys. d. Sinnesorg., Bd. 11.*
— **Pergens**, *Action de la lumière sur la rétine. Ann. publ. par la Soc. Roy. des Sc. méd. et nat. de Bruxelles.*
1897 **Bethe**, *Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 68.*
— — *Das Nervensystem von Carcinus maenas, I. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 50.*
— **Gaupp**, *Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergeb. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 7.*
— **Parker**, *G. H., The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 12.*
— — *Photomechanical changes in the retinal pigment cells of Palaemonetes, and their relation to the central nervous system. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 30, No. 6.*
— **Slonaker**, *A comparative study of the area of acute vision in Vertebrates. Journ. of Morph., Vol. 13.*
1898 **Abelsdorff**, *Physiologische Beobachtungen am Auge des Krokodils. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., p. 154.*
— **Zimmer**, *C., Die Facettenaugen der Ephemeriden. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 63.*
1898/1899 **Rabl**, *C., Ueber Bau und Entwicklung der Linse. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, p. 496; Bd. 65, p. 257.*
1899 **Beer**, *Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. Pflügers Arch., Bd. 73; 1898, Bd. 74.*
— **Blagi**, *La fovea centrale della retina nei Lofobranchi, Spezia.*
— **Hentschel**, *Beitrag zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Ontog., Bd. 12.*
— **Hesse**, *R., Die Augen der polychäten Anneliden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 65.*
— **Lyon**, *A contribution to the comp. physiol. of compens. movements. Amer. Journ. Physiol., Vol. 3.*
— **Magnus**, *Beiträge zur Pupillenreaktion des Aal- und Froschauges. Ztschr. f. Biol., Bd. 38.*
— **Parker**, *G. H., The photomechanical changes in the retinal pigment of Gammarus. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 35.*
— **Pergens**, *Vorgänge in der Netzhaut bei farbiger Belichtung gleicher Intensität. Ztschr. f. Augenheilk., Bd. 2, p. 125.*
1900 **Gamble** and **Keeble**, *Hippolyte varians, a study in colour change. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 43, p. 589.*
— **Hesse**, *R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 68.*
1900/1901 **Prentiss**, *The otocyst of decapod Crustacea, its structure, development and functions. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge Mass.*
1900 **Rádl**, *E., Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von anderen Arthropoden. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 67.*
1901 **Beer**, *Th., Ueber primitive Sehorgane. Wien. klin. Wochenschr., No. 12—13.*
— **Lyon**, *Compensatory motions in fishes. Americ. Journ. Physiol., Vol. 4.*
1902 **Hess**, *Vorkommen von Sehpurpur bei Cephalopoden. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16, p. 91.*
— — *Zur Physiologie und Pathologie des Pigmentepithels. Ber. d. Ophth. Ges.*
— **Hesse**, *Ueber die Retina des Gastropodenauges. Verh. d. Zool. Ges.*
— **Justow**, *Zur Frage über die Farbe des Tapetum lucidum des Hundeauges. Inaug.-Diss. Warschau.*
— **Lodato**, *Influenza della eccitazione retinica sulla reaz. chimica dei centri nervosi. Arch. di Ottalm., Vol. 9.*
— **Magnus**, *Die Pupillarreaktion der Octopoden. Pflügers Arch., Bd. 92, p. 623.*
— **Tschermak**, *A., Studien über das Binokularsehen der Wirbeltiere. Arch. ges. Physiol., Bd. 91.*
— **Zürn**, *Vergl. histologische Untersuchungen über die Retina und Area centr. der Haussäugetiere. Arch. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl.*
1903 **Chun**, *Ueber Leuchtorgane und Augen von Tiefseecephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Würzburg.*
— **Doflein**, *Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Ctbl., Bd. 23.*
— **Pütter**, *Die Augen der Wassersäugetiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 17.*
1904 **Bovert**, *Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb., Festschr. f. Weismann.*
— **Fröhlich**, *Studien über die Statocysten. 1. Mitteil. Versuche an Cephalopoden etc. Arch. ges. Physiol., Bd. 102.*
— **Fröhlich**, *Studien über die Statocysten wirbelloser Tiere. 2. Mitteil. Versuche an Krebsen. Arch. ges. Physiol., Bd. 103.*

Digitized by Google

1904 **Gamble** and **Keeble**, *The colour-physiology of higher Crustacea. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 196, p. 295.*
— **Leinemann**, *Ueber die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. Inn.-Diss. Münster.*
1905 **Exner** und **Januschke**, *Das Verhalten des Guanintapetums von Abramis brama gegen Licht und Dunkelheit. Ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. z. Wien, No. 17, p. 284.*
— **Franz**, *Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jen. Ztschr. f. Naturwiss. u. Med., Bd. 40.*
— **Herzog**, *Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie der Bewegungsvorgänge in der Netzhaut. Engelmanns Arch. f. Physiol.*
— **Hess, C.**, *Beiträge zur Physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. Pflügers Arch., Bd. 109, p. 393.*
— **Studnička**, *Die Parietalorgane. Oppels Lehrb. d. vgl. mikr. Anat. der Wirbeltiere, Jena.*
1906 **Birch-Hirschfeld**, *Der Einfluß der Helladaptation auf die Struktur der Nervenzellen der Netzhaut etc. Arch. f. Ophth., Bd, 63, H. 1.*
— **Chiarini**, *Cambiamenti morfologici etc. Boll. R. Accad. med. Roma.*
— **Doflein**, *Ueber Leuchtorgane bei Meerstieren. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München.*
— **Exner** und **Januschke**, *Die Stäbchenwanderung im Auge von Abramis brama bei Lichtveränderungen. Sitz.-ber. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 115, Abt. 3.*
— **Garten**, *Ueber die Veränderungen des Sehpurpurs durch Licht. Arch. f. Ophth., Bd. 63.*
— **Hertel**, *Einiges über die Bedeutung des Pigments für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6.*
— — *Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der Pupillenverengerung auf Lichtreize. v. Gräfes Arch. f. Ophth., Bd. 65, Heft 1.*
1907 **Dittler**, *Ueber Zapfenkontraktion an der isolierten Netzhaut. Pflügers Arch., Bd. 117, p. 1.*
— **Franz**, *Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol. Ctbl., Bd. 27.*
— **Novikoff**, *Ueber das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis frag. Biol. Ctbl., Bd. 27.*
— **Schäfer, G.**, *Vergl. physiologische Untersuchungen über die Sehschärfe. Pflügers Arch., Bd. 119.*
1908 **Brauer**, *Die Tiefseefische. II. Anat. Teil d. 15. Bandes d. Wiss. Ergeb. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. a. d. Dampfer Valdivia 1898—99, p. 266.*
— **Czerwonsky**, *Beitrag zur Kenntnis der Refraktionsanomalien und Aetiologie der Myopie des Pferdeauges. Inaug.-Diss. Bern.*
— **Fortin**, *Sur quelques particularités de la vision du Caméléon. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 64, p. 346.*
— **Freytag, G.**, *Die Brechungsindices der Linse, Wiesbaden, Bergmann.*
— **v. Frisch**, *Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Ctbl., Bd. 28, No. 21, p. 698—704.*
— **Fritsch**, *Ueber Bau und Bedeutung der Area centr. des Menschen. Berlin.*
— **Garten, S.**, *Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Gräfe-Sämisch, Handb. ges. Augenheilk., Teil 1. Bd. 3, Kap. 12, Anhang.*
— **Grynfeltt** et **Demelle**, *Recherches anatomiques et histiologiques sur l'opercule pupillaire des poissons. Bibliogr. anat., T. 18.*
— **Hess, C.**, *Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie des Pupillenspieles. Arch. f. Augenheilk., Bd. 60, Heft 4,*
— **Hesse, R.**, *Das Sehen der niederen Tiere, Jena, Fischer.*
— **Howard**, *The visual cells of Vertebrates, chiefly in Necturus maculosus. Journ. Morphol., Vol. 19, p. 561—631, 5 Taf.*
— **König**, *Die Funktion der Netzhaut beim Schakte. Ztschr. Sinnesphysiol., Bd. 42, p. 424.*
— **Link, Eug.**, *Ueber die Stirnaugen der Orthopteren. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 18. Vers. Stuttgart, p. 161—167.*
— — *Ueber die Stirnaugen einiger Lepidopteren und Neuropteren. Zool. Anz., Bd. 33, No. 13, p. 445—450, 2 Fig.*
— **Nowikoff**, *Ueber den Bau des Medianauges der Ostracoden. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 91, p. 81—92, 1 Fig.*
— **Pütter, A.**, *Organologie des Auges. Gräfe-Sämisch, Handb. ges. Augenheilk.*
— **v. Sicherer**, *Die Entwicklung des Arthropodenauges. Sitz.-ber. Ges. Morphol. u. Physiol. München, Bd. 24, Heft 1, p. 23—42.*
1909 **Demoll**, *Ueber die Augen und Augenstielreflexe von Squilla mantis. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 27, Heft 2.*
— — *Ueber die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des binokularen Schraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insekten. Zool. Jahrb., Bd. 28.*

Digitized by Google

1909 **Demoll,** *Ueber eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge sowie eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol., Bd. 129.*
— **Freytag,** *Die Brechungsindices der Linse. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, No. 1.*
— **Johnson,** *Ein Versuch zur Klassifizierung der Säugetiere etc. Sitz.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde, No. 5.*
1910 **Birch-Hirschfeld** u. **Inouye,** *Weitere Versuche über die Wirkung ultravioletten Lichtes auf die Netzhaut. Pflügers Arch., Bd. 136.*
— **Boden,** *Ueber den Refraktionszustand des Hundeauges. Arch. f. vergl. Ophth., p. 195.*
— **Demoll,** *Die Physiologie des Facettenauges. Ergeb. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 2, No. 13.*
— **Doflein,** *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschr. z. 60. Geburtst. Rich. Hertwigs, Bd. 3.*
— **Kolmer, W.,** *Zur Kenntnis des Auges der Makrochiropteren. Ztschr. wissensch. Zool., Bd. 97, p. 91.*
— **v. Sicherer,** *Untersuchungen über die Refraktion des Auges der Süßwasserfische. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, Heft 4, p. 481.*
1911 **Best,** *Die Sehleistung des Facettenauges. Arch. f. Augenheilk., Bd. 68.*
— **Dandy,** *On the structure, development and morph. interpret. of the pineal organ etc. An. Anz., Bd. 37.*
— **Demoll,** *Ueber die Wanderung des Irispigmentes im Facettenauge. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. 30.*
— **v. Frisch,** *Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch., Bd. 138.*
— **Fritsch,** *Der Ort des deutlichen Sehens in der Netzhaut der Vögel. Arch. mikr. An., Bd. 78, p. 245.*
— **Fujita,** *Pigmentbewegung und Zapfenkontraktion im Dunkelauge des Frosches. Arch. f. vergl. Ophth.. Bd. 2, No. 2.*
— **Gertz,** *Gibt elektrische Reizung phototrope Netzhautreaktion bei Abramis brama. Arch. f. Ophth., Bd. 78.*
— **Hertel,** *Weitere Mitteilungen über die Erregbarkeit der Netzhaut durch Lichtstrahlen. Ber. d. Ophth. Ges. in Heidelberg.*
— **Hess, C.,** *Beiträge zur Kenntnis regionärer Verschiedenheiten der Netzhaut und des Pigmentepithels in der Wirbeltierreihe. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, No. 4.*
— — *Beiträge zur Kenntnis des Tapetum lucidum im Säugerauge. Ebenda, Bd. 2, No. 1.*
— **Johnas, W.,** *Das Facettenauge der Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 97.*
— **v. Tschermak, A.,** *Das Sehen der Wirbeltiere, speziell der Haustiere. Tierärztl. Rundschau, Bd. 16.*

Dritter Teil.

Akkommodation.

Das Bedürfnis, in verschiedenen Entfernungen deutlich zu sehen, tritt in der Tierreihe erst mit der Ausbildung eines brechenden und bilderzeugenden Apparates auf; das Becherauge des *Amphioxus* (s. p. 165) oder die Lichtsinnzellen der Planarien hätten von akkommodativen Einrichtungen keinen Vorteil. Einer höheren Stufe entsprechende Augen, die, wie z. B. jene bei *Nautilus* (Fig. 35), im wesentlichen nach dem Prinzip der Lochkamera gebaut sind, erhalten auch

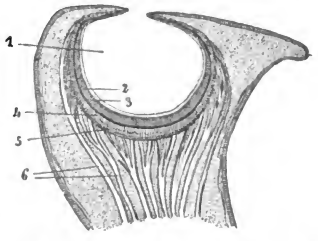


Fig. 35. Auge von *Nautilus* (nach LANG, vgl. Anat.). *1* Augenhöhle, *2* Stäbchenschicht, *3* Pigmentschicht, *4* Sehzellenschicht, *5* Ganglienzellenschicht, *6* Aeste des Sehnerven.

Digitized by Google

ohne besonderen Akkommodationsapparat von verschieden weit entfernten Gegenständen gleich deutliche, freilich im allgemeinen ziemlich lichtschwache Bilder. Erst wenn, nach Ausbildung einer Linse, auch bei größeren Pupillendurchmessern entsprechend lichtstärkere, aber nur für einen bestimmten Objektabstand scharfe Netzhautbilder zustande kommen, tritt das Bedürfnis auf, das Gebiet zu erweitern, innerhalb dessen mittels jener scharf gesehen werden kann; dies geschieht durch die akkommodativen Aenderungen. Wir begegnen solchen in der Wirbeltierreihe, wie meine Untersuchungen (1908—1911) gezeigt haben, im wesentlichen in 4 verschiedenen Formen; einen weiteren, von jenem bei Wirbeltieren grundverschiedenen Mechanismus konnte ich unter den Wirbellosen bei Cephalopoden nachweisen.

A. Fische.

In der Wirbeltierreihe begegnen wir unter den Fischen bei vielen Teleosteern deutlichen, zum Teile umfangreichen akkommodativen Aenderungen. Der Akkommodationsmuskel in der sogenannten Campanula des Fischauges wurde von LEYDIG (1852) entdeckt, seine Verbindung mit der Linse, zu welcher er schief gerichtet ist, und an der er im allgemeinen etwas nasal vom untersten Punkte tangential angreift, hat H. VIRCHOW (1882) eingehend geschildert; aus seiner Darstellung ging hervor, daß der Muskel, den er als „Linsenmuskel" bezeichnet, bei seiner Kontraktion die Linse temporalwärts verschieben muß.

Die ersten physiologischen Akkommodationsversuche bei Fischen stellte TH. BEER (1894) an. Nach ihm ist die normale Refraktion der meisten Fische Kurzsichtigeit von durchschnittlich etwa 3—4 bis etwa 8—10 Dioptrien. BEERS Befunde an Seefischen wurden kürzlich durch v. SICHERER (1911) für Süßwasserfische in allen wesentlichen Punkten bestätigt.

Die Teleosteer sind die einzige zu akkommodativen Aenderungen befähigte Tierklasse, deren Auge im Ruhezustande auf die Nähe eingestellt ist (die Angabe von BEER und von HEINE (1907), wonach auch die Kopffüßer im Ruhezustande myopisch seien, ist durch meine Untersuchungen als irrig erwiesen [siehe unten]). Weiter unterscheiden sich die Teleosteer von allen anderen akkommodationsfähigen Tieren dadurch, daß sie eine aktive Akkommodation für die Ferne besitzen. Diese kommt dadurch zustande, daß die Linse durch Kontraktion des von BEER als Retractor lentis bezeichneten (früher als Campanula Halleri beschriebenen) Muskels der Netzhaut genähert wird. Den Mechanismus der Akkommodation beschreibt BEER mit folgenden Worten: „Die Linse ist mit ihrem oberen Pole an dem in vertikaler Richtung äußerst wenig dehnbaren Ligamentum suspensorium aufgehängt. Der an den unteren, öfter auch an den unteren nasalen Teilen des Linsenumfanges mit seiner Sehne inserierte Akkommodationsmuskel (Retractor lentis) übt bei seiner Kontraktion einen nach unten, innen und rückwärts (mediankaudalwärts oder temporal-retinalwärts) gerichteten Zug an der Linse aus und strebt in einer Reihe von Fällen gleichzeitig, sie um eine frontale Achse zu drehen. Der Zug nach unten wird stets, die drehende Komponente in vielen Fällen durch die Anordnung und durch die Elastizitätsverhältnisse des Aufhängebandes aufgehoben. Wirksam bleiben die zwei übrigen Kom-

Digitized by Google

ponenten des Muskelzuges, ihnen entsprechend bewegt sich die Linse temporal-retinalwärts.“ Die Linsenbewegungen hören auf, wenn der Retractor durchschnitten oder wenn das Auge atropinisiert wird. Der Iris kommt bei den meisten Fischen eine wesentliche Rolle bei der Akkommodation nicht zu. Den Umfang der akkommodativen Aenderungen fand Beer oft um so größer, je kurzsichtiger das betreffende Auge bei Akkommodationsruhe war; er nimmt danach an, daß die Akkommodation in den meisten Fischaugen genüge, um das Auge bis auf parallele Strahlen einzustellen.

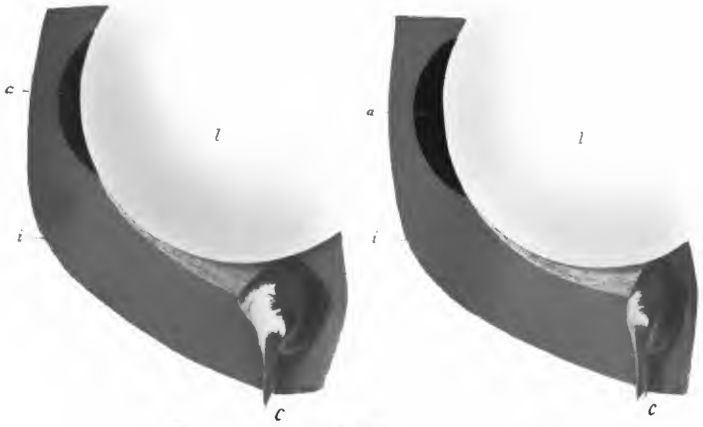
Infolge der seitlichen Verschiebung der Linse bei der Akkommodation verschiebt sich das Bild der jeweils gesehenen Gegenstände auf der Netzhaut um entsprechende Strecken. Beer nimmt danach an, daß die Fische innerhalb gewisser Grenzen das Vermögen besitzen, „umherzublicken, ohne das Auge zu bewegen“. Im allgemeinen ziehe sich bei Reizung der Akkommodationsmuskel viel rascher zusammen, als die Irismuskulatur, am raschesten bei den lebhaften und schnellschwimmenden Fischen, am trägsten bei den wenig beweglichen Grundfischen, bei manchen von letzteren erfolgen die Bewegungen von Iris und Linse annähernd gleich träge.

Ich habe die Versuche von Beer für eine Reihe von Fischen wiederholt und seine Befunde in den wesentlichen Punkten bestätigen können. Zur Feststellung der akkommodativen Aenderungen der Campanula fand ich es am zweckmäßigsten, die vordere Hälfte des überlebenden, äquatorial halbierten Auges bei starkem auffallenden Lichte während elektrischer Reizung zu beobachten. Fig. 36 zeigt derartige Bilder von einem Hechtauge, R bei Ruhe, A bei Akkommodation (mit dem Zeichnenapparat aufgenommen). Die Formveränderung der Campanula *c* ist hier sehr ausgiebig; die Anordnung der letzteren zeigt bei verschiedenen Arten außerordentlich große Verschiedenheiten (vgl. z. B. Fig. 1 auf Tafel III von *Zeus Faber*).

Von dem bei allen bisher untersuchten Teleosteern gefundenen grundverschieden ist das Verhalten der Refraktion und Akkommodation bei den vorwiegend in Luft ihrer Nahrung nachgehenden Schlammspringern, wie ich für den zu den Gobiiden gehörigen *Periophthalmus Koelreuteri* nachweisen konnte. Die bisher nicht bekannt gewesenen einschlägigen Verhältnisse sind nach verschiedenen Richtungen von besonderem Interesse. Der merkwürdige Fisch (vgl. Fig. 36 a) lauert meist in der Weise auf Beute, daß der Körper unter der Wasseroberfläche verborgen bleibt, während die weit nach oben aus dem Kopfe hervorstehenden Augen wie die Periskope der Unterseeboote allein über den Wasserspiegel hervorragen. Die Abbildung läßt erkennen, wie beträchtlich der binokulare Gesichtsraum bei diesen Fischen ist. Die Vorderflossen sind zu fußartigen Gebilden verwandelt, die dem Tiere ermöglichen, bei Ebbe auf dem feuchten Schlamme mit überraschender Schnelligkeit Käfern etc. nachzujagen.

Zur Untersuchung der Refraktion dieser Fische bestimmte mich wesentlich die Erwägung, daß eine Myopie, wie sie die anderen Fische zeigen, bei der geschilderten Lebensweise höchst unzweckmäßig wäre. Die skiaskopische Beobachtung war verhältnismäßig leicht, da auch in meinem Brackwasseraquarium die Tiere sich oft längere Zeit außerhalb des Wassers nahe der Glaswand aufhielten. Ich konnte so leicht feststellen, daß die Schlammspringer zum Unterschiede von den anderen bisher besprochenen Teleosteern im Ruhezustande nicht kurzsichtig

Digitized by Google



R Fig. 36. A

Fig. 36. Vorderer Abschnitt des Hechtauges, untere Hälfte von rückwärts gesehen; R = Ruhe, A = Akkommodation, *c* Campanula, *i* Iris, *l* Linse, *a* aphakischer Raum, der bei der Akkommodation durch die Linsenverschiebung nach rückwärts etwas größer wird.

Fig. 36a.

Fig. 36a. *Periophthalmus Koelreuteri.* ($^1/_2$ der nat. Größe.)

sondern emmetropisch oder leicht hypermetropisch sind. Danach war die Untersuchung der Akkommodation von besonderem Interesse, denn eine negative Akkommodation, wie sie sämtliche bisher untersuchten Fische zeigten, würde für ein emmetropisches Tier das Sehen nur verschlechtern, nicht aber verbessern können. Die Bestimmung der akkommodativen Refraktionsänderungen auf skiaskopischem Wege gelang leicht, indem ich durch einen Mitarbeiter an feinen Drähten befestigte Fliegen einige Zentimeter vor dem Kopfe des nahe der Glaswand sitzenden Fisches bewegen ließ, während ich ununterbrochen skiaskopierte. Sowie sich die Aufmerksamkeit des Tieres auf die Beute richtete, was sich z. B. in entsprechenden Drehungen des Kopfes oder Bewegungen des ganzen Tieres etc. kundgab, verwandelte sich seine Emmetropie in Myopie von mehreren Dioptrien. War die Beute erfaßt, oder stand der Fisch von deren Verfolgung ab, so kehrte augenblicklich die emmetropische bzw. leicht hypermetropische Refraktion wieder.

Digitized by Google

Durch diese Versuche ist zum ersten Male für einen Fisch aktive Naheakkommodation bei emmetropischer Refraktion nachgewiesen. Die Erscheinung ist auch insofern von besonderem Interesse, als sie den bisher einzigen Fall von zwei prinzipiell verschiedenen Akkommodationsmechanismen in einer und derselben Tierklasse bildet; sie stellt sich als eine vortreffliche Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen dieser merkwürdigen Fische dar.

Bei den Selachiern wurden Versuche mit elektrischer Reizung der Augen von BEER, von FRANZ und von mir angestellt; in keinem Falle gelang es, akkommodative Refraktionserhöhung nachzuweisen. In vergleichenden Untersuchungen (1911/12) konnte ich den Nachweis bringen, daß das Ciliarsystem der Selachier von jenem der Amphibien wesentlich weniger verschieden ist, als von dem der Teleosteer. Fig. 7 auf Taf. III zeigt den Ciliarring bei *Scyllium*, die weitgehende Aehnlichkeit mit jenem bei *Bufo* (Fig. 5 Taf. III) ist ohne weiteres ersichtlich.

Die nach unten gerichtete Stelle des Ciliarringes ist bei vielen Selachieraugen durch eine kleine, weißliche, pigmentfreie Stelle gekennzeichnet (s. die Abbildung vom *Scyllium*-Auge), bei verschiedenen Arten zeigt dieselbe verschiedene Form und Lage.

NUSSBAUM beschrieb (1901) zuerst in einer „Papille" des Selachierauges einen „Linsenmuskel", den er als Retractor lentis bezeichnet; weitere Angaben über diesen finden wir in der Arbeit von FRANZ (1906). Beide Autoren sprechen das fragliche Gebilde nur dem anatomischen Befunde nach als Muskel an; eine Kontraktion desselben bei elektrischer Reizung konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

Die Augen der Ganoiden waren bisher auf ihren Akkommodationsapparat nicht untersucht. Ich fand (1912) bei einem jungen Stör (*Accipenser sturio*) elektrische Reizung ebenso wie bei den Selachiern ohne jeden sichtbaren Einfluß auf Iris und Linse. Auch der Ciliarring des Störs zeigt nach meinen Untersuchungen weitgehende Aehnlichkeit mit den von mir für Selachier, insbesondere für *Scyllium*, nachgewiesenen morphologischen Verhältnissen, unterscheidet sich also gleichfalls in charakteristischer Weise von jenem der Teleosteer; auch an ihm konnte ich bei elektrischer Reizung keinerlei Aenderung wahrnehmen.

B. Amphibien.

Auch über die Akkommodation bei Amphibien lag bisher nur eine experimentelle Untersuchung von TH. BEER (1900) vor; er war zu dem Ergebnisse gekommen, daß bei einigen Arten unter den Amphibien das Vermögen der Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen vorhanden sei, und zwar das einer aktiven Naheeinstellung durch Entfernung der in ihrer Wölbung unveränderten Linse von der Netzhaut. „Der Ciliarmuskel steigert, wenn er sich zusammenzieht, den Druck im Glaskörper, und dieser drückt den beweglichsten Teil seiner Umgrenzung — die im Ruhezustande schon stark gewölbte Linse — vor, das Kammerwasser weicht nach der Peripherie aus, wo durch die Aktion des Muskels zugleich eine Vertiefung der Hornhaut-Irisbucht eintritt."

Meine Versuche (1911) führten zu dem Ergebnisse, daß das von BEER beobachtete akkommodative Vorrücken der Linse nicht in der von ihm angenommenen, sondern in wesentlich anderer Weise zustande kommt. Die anatomischen Verhältnisse des Ciliarringes im Amphibien-

Digitized by Google

auge unterscheiden sich von jenen bei Sauropsiden (s. d.) unter anderem darin, daß die Firsten der Ciliarfortsätze nicht, wie dort, in unmittelbare Berührung mit der Linse treten, vielmehr zwischen ihnen und dem Linsenäquator im allgemeinen ein mehr oder weniger großer Zwischenraum bleibt und die Iris leicht auf der Linsenvorderfläche gleitet. Wie im Säugerauge steht also auch bei den Amphibien der vordere Bulbusabschnitt mit dem hinteren in offener Verbindung, und schon darum ist Beers Annahme einer isolierten akkommodativen Drucksteigerung im Glaskörper unhaltbar.

Der physiologische Vorgang der Akkommodation zeigt bei Urodelen und Anuren so charakteristische Verschiedenheiten, daß eine gesonderte Besprechung beider erforderlich erscheint. Ich gebe zunächst einen kurzen Ueberblick über die von mir bei *Salamandra atra*, *Salam. maculosa* und *Triton torosus* gesehenen Veränderungen.

Die Pupille liegt bei diesen Urodelen nicht in der Mitte der Irisebene, sondern so weit nach unten, daß die Iris oben angenähert doppelt so breit erscheint wie unten; ihre Form ist leicht queroval, genau nach unten zeigt sie eine kleine Ausbuchtung; von dieser geht eine schmale, ziemlich tiefe, nach hinten gerichtete Furche in der Iris nach unten bis zur Wurzel der letzteren. Reizt man ein frisch enukleiertes Auge mit schwachen Strömen, so gleicht diese Furche sich rasch mehr oder weniger vollständig aus, und die Vorderkammer wird in der unteren Hälfte durch leichtes Vorrücken der Iris flacher, während in der oberen Hälfte diese akkommodative Abflachung im allgemeinen nicht erfolgt; zuweilen hatte ich sogar den Eindruck, daß die Kammer hier ein wenig tiefer wurde. Deutlich war letzteres bei *Triton torosus* der Fall.

Die ausgiebigsten akkommodativen Aenderungen unter allen von mir untersuchten Amphibien fand ich bei dieser letzteren Art. Die Irisfurche erscheint hier erst in der Nähe der Iriswurzel etwas ausgesprochener, bei Reizung wird das ganze ihr unmittelbar benachbarte Gewebe beträchtlich nach vorn (hornhautwärts) gehoben und zugleich ein wenig nach der nasalen Seite verschoben. Gleichzeitig wird an den gerade nach oben gelegenen Stellen der Iriswurzel diese nach rückwärts verlagert und dadurch die Kammer hier deutlich tiefer; das akkommodative Vorrücken der Linse ist besonders ausgiebig. Auch hier sind, wie bei allen von mir untersuchten Urodelen, an den seitlichen (d. i. nach vorn und hinten gelegenen) Teilen der Iris in der Nähe ihrer Wurzel keine Veränderungen zu sehen, die pupillaren Irispartien werden durch die vorrückende Linse entsprechend nach vorn gedrängt.

Beim japanischen Riesensalamander konnte ich keine akkommodativen Aenderungen nachweisen.

Bei *Triton torosus* zeigt die Pupille auf elektrische Reizung meist keine oder nur äußerst geringe Aenderung, in den übrigen untersuchten Urodelenaugen tritt bei Reizung in der Regel Erweiterung der Pupille ein, die aber offenbar von den zuerst geschilderten akkommodativen Aenderungen physiologisch im wesentlichen unabhängig ist, denn sie erfolgt viel langsamer als diese; reizt man nur einen Bruchteil einer Sekunde, so sind die akkommodativen Aenderungen bereits mehr oder weniger vollständig abgelaufen, wenn die Pupillenerweiterung beginnt.

Mit den von mir entwickelten Methoden läßt sich leicht zeigen,

Digitized by Google

daß bei jeder Reizung die vordere Linsenfläche eine kleine Strecke nach oben und nasalwärts verschoben wird und bei Aufhören der Reizung wieder in die ursprüngliche Stellung zurückkehrt. Auch diese Bewegungen verlaufen rascher als die erwähnten Pupillenänderungen, und bei genügend kurz dauernder Reizung ist die Linse oft schon in ihre Ruhestellung zurückgekehrt, ehe die Pupillenerweiterung beginnt.

Beer gab für *Triton cristatus* an: „bei asymmetrischer Reizung kann auch eine leichte Drehung der Linse oder ein asymmetrisches Vortreten stattfinden", er bildet ein solches Vortreten „infolge asymmetrischer Lage der Elektroden" für *Triton alpestris* ab. Es ist aber nicht schwer, zu zeigen, daß das „asymmetrische Vortreten der Linse" nichts mit asymmetrischer Lage der Elektroden zu tun hat: die Verschiebungen der Linse erfolgen stets in der gleichen von mir oben angegebenen Richtung, wie immer man die Elektroden anlegt; ich habe mich davon in besonderen Versuchsreihen häufig überzeugt, indem ich die Orientierung der auf den Elektroden liegenden Augen von Reizung zu Reizung änderte. Die Erklärung für die charakteristische Linsenverschiebung ist nicht in der Lage der Elektroden, sondern in den anatomischen Verhältnissen (s. unten) zu suchen.

Bei den Anuren sieht man, wie ich im Gegensatze zu Beer zeigen konnte, bei Reizung charakteristische Aenderungen an der Iris in erster Linie gerade nach unten, etwas weniger starke von ähnlicher Art gerade nach oben, d. i. entsprechend der tiefsten und der höchsten Stelle der Corneoscleralgrenze. Die bei Urodelen meist so deutliche Irisfurche ist bei Anuren nicht vorhanden. Im Augenblicke der Reizung erfolgt unten und oben in der äußersten Peripherie leichte Vertiefung der vorderen Kammer, indem die Iris hier ein wenig in der Richtung gegen die Augenmitte verlagert wird, während gleichzeitig in den mittleren. der (hier nach oben von der Irismitte liegenden) Pupille näheren Teilen die vordere Kammer durch Vorrücken der Linse sich abflacht. Nicht selten rückt die Iris unten, etwas weniger auch oben, eine kleine Strecke weit hinter der Corneoscleralgrenze vor. Während die leichte akkommodative Vertiefung der vorderen Kammer unten und oben deutlich wahrnehmbar ist, sieht man an den seitlichen Iristeilen meist nichts von einer solchen: vorn und hinten bleibt bei Reizung die Iris in der Nähe ihrer Wurzel unbewegt, während ihre pupillaren Teile durch die vorrückende Linse etwas vorgeschoben werden. Beer machte die irrige Angabe, daß „ringsum an der Iriswurzel" eine Einziehung stattfinde und wurde eben hierdurch an der Erkenntnis des wirklichen Akkommodationsmechanismus gehindert.

Auf der Irishinterfläche finden sich bei den Anuren entsprechend dem tiefsten und, weniger ausgesprochen, auch dem höchsten Punkte der angenähert querovalen Pupille, besonders deutlich bei *Bufo agua*, runde oder längliche Knöpfchen (vgl. Taf. III, Fig. 5), die bei Betrachtung von vorn an einer leichten buckelartigen Vorwölbung der Irisfläche zu erkennen sind. Durch diese wird die Anlagerung der Iris an die stark gewölbte Linsenvorderfläche in größerer Ausdehnung gehindert und eine offene Kommunikation zwischen vorderer und hinterer Kammer erleichtert.

Die Pupille wird bei stärkerer elektrischer Reizung weiter, auch hier erfolgen die Pupillarbewegungen beträchtlich langsamer als die akkommodativen, die bei genügend kurz dauerndem Reize schon ab-

Digitized by Google

gelaufen sein können, ehe die Pupillenerweiterung beginnt. Bei Reizung rückt die Linse gerade nach vorn (hornhautwärts), man sieht hier nichts von den seitlichen, nach oben und nasalwärts gerichteten Verschiebungen, die bei Urodelen so deutlich sind.

Der Art nach ähnliche, nur weniger stark ausgesprochene akkommodative Aenderungen, wie die hier für Kröten beschriebenen, konnte ich auch bei allen von mir untersuchten Froscharten nachweisen; die Einziehung am unteren und, in geringerem Grade, am oberen Pole der Iris ist mit den von mir benützten Methoden meist leicht zu sehen. (BEER gibt an, daß er bei Fröschen „irgendwelche akkommodative Veränderungen am Auge vermißt" habe, erwähnt aber später, er habe bei einzelnen Exemplaren von *Rana temporaria* „eine eben wahrnehmbare Spur eines Vortretens der Linse beobachtet".)

Meine Versuche an Amphibien lehren, daß die BEERschen Angaben weder hinsichtlich des Mechanismus der Akkommodation noch hinsichtlich der topographischen Verhältnisse der Binnenmuskeln den Tatsachen entsprechen. Von anatomischer Seite war TRETJAKOFF (1906) in einer unter H. VIRCHOWS Leitung angestellten Untersuchung zu ähnlichen Anschauungen gekommen, wie ich jetzt von der physiologischen.

Ich stelle hier die für uns wichtigsten anatomischen Angaben aus TRETJAKOFFS Untersuchungen an Urodelen- und Anurenaugen zusammen.

Urodelen. „Der M. ciliaris, der als M. tensor chorioideae gelagert ist und nur aus meridionalen Fasern besteht, ist in der Zweizahl vorhanden, — M. tensor chorioideae dorsalis und M. tensor chorioideae ventralis. Die Sache steht nämlich so, daß der M. tensor chorioideae beim Salamander nicht als eine kontinuierliche Schicht von Muskelfasern sich darstellt, sondern temporal und nasal unterbrochen ist. Am besten sind die Muskelfasern in der Mitte des oberen und unteren Abschnittes des Auges entwickelt, nasal- und temporalwärts wird der Muskel dünner und schmäler. Die Muskelfasern sind meistens von Pigmentzellen eingefaßt und nicht immer deutlich zu sehen, da sie sehr nahe an der Sclera liegen. . . . Außer dem Tensor chorioideae ist in dem unteren Netzwerke des Kammerdreieckes noch ein Muskel, der als M. protractor lentis zu bezeichnen ist, vorhanden. Er wird auch aus glatten Muskeln zusammengesetzt und hat die Form eines rundes Stranges, der von der Spitze der Ciliarfalte nach vorn, nach unten und temporalwärts in dem Netzwerke des Hornhautwinkels zieht. Die muskulöse Natur der Fasern ist nicht schwer sowohl färberisch als auch morphologisch zu beweisen."

Anuren. „Nach meinen Untersuchungen sind beim Frosch zwei Muskeln vorhanden — M. protractor lentis dorsalis und ventralis —, die in der Mitte des dorsalen resp. ventralen Abschnittes des Glaskörpers gelagert sind. Beide Muskeln verlaufen jedoch geradlinig von der Spitze der betreffenden Ciliarfalte bis zur corneoscleralen Grenze. Beim Salamander und *Triton* existiert nur der M. protractor lentis ventralis, derselbe hat einen von demjenigen des M. protractor ventralis des Frosches durchaus verschiedenen Verlauf. Es ist daher anzunehmen, daß die akkommodativen Bewegungen bei den untersuchten Urodelen etwas anders als beim Frosche vor sich gehen".

Bei *Bufo* fand er „beide Mm. protractores lentis in derselben Lage wie beim Frosche, jedoch in einem bedeutend mehr entwickelten Zustande. Das gegen die mittleren Ciliarfalten gerichtete Ciliarende des Muskels zerfällt bei *Rana* nur in kurze Bündel, bei der Kröte dagegen teilt es sich in lange, dünne Muskelfaserbündel, welche nasalwärts und temporalwärts (jedoch nicht nach oben und unten) divergieren und sich an Balken des Kammerdreieckes anheften, welche weit von der Mitte entfernt sind".

Digitized by Google

Mit diesen anatomischen Befunden stehen die Ergebnisse meiner physiologischen Untersuchungen gut in Einklang: Die von mir nachgewiesene charakteristische Linsendrehung im Urodelenauge nach oben und vorn macht die Annahme einer von hinten unten wirkenden Kraft notwendig, die in dem von TRETJAKOFF beschriebenen Muskel gegeben ist, und die von mir beobachteten physiologischen Unterschiede zwischen Urodelen- und Anurenakkommodation entsprechen den von TRETJAKOFF beschriebenen Verschiedenheiten der Binnenmuskeln beider Arten.

Fig. 5 auf Taf. III zeigt die vordere Hälfte eines in Formol fixierten äquatorial halbierten Anurenauges (*Bufo agua*), von rückwärts gesehen, bei 6-facher Vergrößerung. In Fig. 37 ist der vordere Abschnitt des linken Auges einer *Salamandra mac.* wiedergegeben. An der tiefsten Stelle der Pupille sehen wir die kleine Ausbuchtung, von der eine feine leistenartige Erhebung nach unten zieht, welche der oben beschriebenen, bei Betrachtung von vorn sichtbaren Irisfurche entspricht. Schläfenwärts vom unteren Ende dieser Leiste entwickelt sich nahe der Iriswurzel eine schmale dunkle Sichel, die nach rückwärts in einem knopfartigen Gebilde endet; man sieht ohne weiteres, wie durch Zug in der Richtung dieses Gebildes die Linse nach oben vorn gerollt werden muß.

Fig. 37. Vorderer Abschnitt des linken Auges von *Salamandra mac.*, von rückwärts gesehen (vergr. 10:1).

Die Aehnlichkeit desselben mit gewissen von mir im Auge der Selachier und Ganoiden gefundenen Bildungen ist sehr auffällig. Bemerkenswert ist auch die bei allen von mir untersuchten Amphibienarten in ähnlicher Weise wiederkehrende Ungleichmäßigkeit der Entwicklung des Ciliarringes, insbesondere die eigentümliche, gerade Begrenzung nach vorn hin, als ob der Ciliarring hier abgeschnitten wäre.

C. Reptilien.

Bei Untersuchung der Akkommodation der Sauropsiden, die ich gemeinsam mit F. FISCHER vornahm (1908/9), benutzten wir im wesentlichen zwei neue Methoden: einmal die Beobachtung des überlebenden, äquatorial halbierten Auges von rückwärts bei sehr starkem auffallenden Lichte, dann das Studium der Spiegelbildchen der vorderen Linsenfläche von rückwärts. Die Reizung des Muskels erfolgte bei unseren Versuchen teils mit faradischen Strömen, teils mit $^1/_2$-proz. Nikotin, dessen Wirkung auf die Binnenmuskulatur des Auges H. H. MEYER zuerst nachgewiesen hat.

Die Untersuchung bei starkem auffallenden Lichte gibt ungemein schöne Bilder von den einschlägigen Verhältnissen und gestattet leicht völlig neue Einblicke in die Anatomie und Physiologie des Akkommodationsvorganges, da, wie wir zeigen konnten, bei allen untersuchten Tierarten die Akkommodationsmuskulatur nach der Enukleation noch eine halbe Stunde oder länger genügend erregbar

Digitized by Google

bleiben kann, selbst wenn der ganze hintere Augenabschnitt, ja sogar die vorderen Aderhautpartien und Teile des Ciliarkörpers entfernt werden.

1. Schildkröten.

Die bedeutsamsten Aufschlüsse erhielten wir bei Reptilien wie bei Vögeln durch das Studium der Spiegelbildchen der vorderen Linsenfläche von rückwärts. Da die Beobachtung hier durch kein Irisdiaphragma beschränkt ist und die Linsenbildchen an allen Stellen zwischen vorderem Pole und Aequator leicht wahrgenommen werden können, läßt sich auf diesem Wege die akkommodative Gestaltsveränderung der Linsenvorderfläche direkt wahrnehmen.

Versetzt man am frisch enukleierten, uneröffneten Schildkrötenauge die Binnenmuskulatur in Krampf, so kann man bei Betrachtung von vorn Folgendes feststellen (s. Fig. 38 R und A): Die Pupille wird durch Zusammenziehung der Irismuskeln enger, während aber in Akkommodationsruhe das ganze Irisgewebe annähernd eine Ebene bildet, sieht man im kontrahierten Zustande in der Nähe der Pupille

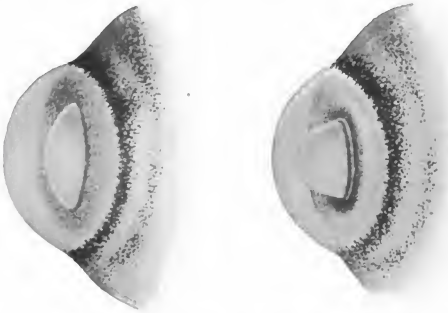


Fig. 38 R. Fig. 38 A.

Fig. 38. Vorderer Abschnitt eines uneröffneten Schildkrötenauges. R in Ruhe, A in Akkommodation.

eine ziemlich tiefe, scharf begrenzte, nach hinten gerichtete Furche in der Iris; der pupillarwärts von dieser gelegene Irissaum ist nach vorn aufgeworfen, so daß ein kurzer, nach vorn offener Trichter zustande kommt. Durch diesen tritt die Linse in der Weise hervor, daß die mittleren, der vorderen Polgegend entsprechenden Teile stark, die etwas seitlich von ihr gelegenen wesentlich schwächer gewölbt sind. Man kann an geeigneten Präparaten dieser Art ohne weiteres erkennen, daß die in die vordere Kammer ragenden Linsenpartien unmöglich Teile eines kugelförmigen Gebildes sein können, wie Beer angibt.[1]

Bei faradischer Reizung eines normalen Auges sieht man bei Untersuchung von vorn mit der Binokularlupe das vordere Linsenbildchen einer passenden Lichtquelle plötzlich ungemein klein werden und rasch nach

Digitized by Google

vorn eilen, so daß man den Eindruck hat, als schösse es, indem es sich verkleinert, durch die Pupille hervor. Bei Aufhören der Reizung fährt es rasch zurück und wird dabei größer; die Erweiterung der Pupille erfolgt oft schon einen Bruchteil einer Sekunde früher. Solange der Kontraktionszustand der intraokularen Muskeln andauert, kann man bei passender schräger Blickrichtung dicht hinter der Pupille an der der Lichtquelle gegenüberliegenden Seite einen hellglänzenden, angenähert halbkreisförmigen Reflex an der Linsenvorderfläche wahrnehmen.

Bei Betrachtung der vorderen Hälfte eines äquatorial halbierten Auges von rückwärts sieht man folgendes: Die Ciliarfortsätze, die im ruhenden Auge peripher vom Linsenrande sichtbar waren, erscheinen während der Akkommodation so fest an die Linse gepreßt, daß sie an ihr plattgedrückt werden und zwischen je zweien nur eine schmale, tiefe Furche sichtbar ist. Die Beobachtung bei verschiedener Belichtung und verschiedenen Lagen des untersuchten Auges zur Lichtquelle lehrt, daß in der Tat die Gestalt der Linsenvorderfläche durch Anpressen der Ciliarfortsätze an die peripheren Linsenteile geändert werden kann.

Im ruhenden Auge sieht man bei passender Stellung einer möglichst seitlich gehaltenen punktförmigen Lichtquelle den dieser gegenüberliegenden Teil des Linsenrandes auf eine mehr oder weniger große Strecke als feinste hellglänzende Linie, die ihre Lage bei Verschieben der Lichtqnelle entsprechend ändert, so daß nur der dieser gegenüberliegende Randteil leuchtend erscheint. Im Augenblicke der Kontraktion des Ciliarmuskels wird, bei unveränderter Stellung der Lichtquelle, der vorher leuchtende Teil des Linsenäquators dunkel, und eine lenchtende, angenähert halbkreisförmige Linie tritt an dem entsprechenden, der Lichtquelle gegenüberliegenden Teile des Pupillenrandes auf. Bei Versuchen mit faradischen Strömen sieht man im Augenblicke des Stromschlusses die glänzende Linie vom Linsenrande nach dem Pupillenrande überspringen, im Augenblicke der Stromöffnung wieder an den Linsenäquator zurückkehren.

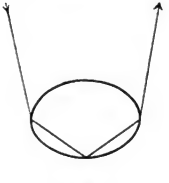
Die Linsenhinterfläche rückt im Augenblicke des Stromschlusses an solchen eröffneten Augen beträchtlich nach hinten, dabei wird sie stärker gewölbt, wie passende Betrachtung im Profil und Verkleinerung eines in der Nähe des hinteren Poles entworfenen Spiegelbildes zeigt. Der äquatoriale Durchmesser der Linse wird bei derartigen Reizversuchen meist nur unbedeutend, oft überhaupt nicht nachweislich kleiner; mehrfach hatten wir sogar den Eindruck, als nähme er um ein weniges zu.

Die Lichtlinie am Rande der ruhenden Linse kommt durch totale Reflexion zustande; ihr Verschwinden am Aequator und ihr Auftreten am Pupillenrande bei Kontraktion des Ciliarmuskels beweist, daß während der Akkommodation die vordere Linsenfläche nicht mehr gleichmäßig gewölbt ist, wie in der Ruhe, vielmehr jetzt nahe dem Pupillenrande ein Uebergang von weniger stark zu stärker gewölbten Partien stattfindet (vgl. Fig. 39).

Die hier geschilderten merkwürdigen akkommodativen Gestaltsveränderungen der vorderen Linsenfläche sind für unsere Auffassung vom Akkommodationsvorgange im Sauropsidenauge von so großer Bedeutung, daß wir sie auch noch auf andere Weise festgestellt haben;

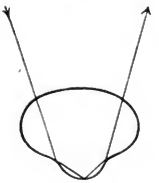
Digitized by Google

doch ist es nicht möglich, hier auf Einzelheiten einzugehen. Nur ein Versuch, den ich kürzlich an den Augen verschiedener Schildkröten anstellen konnte, sei wegen seiner prinzipiellen Bedeutung für die Klärung schwebender Streitfragen erwähnt: Es gelang mir, Iris, Ciliarkörper und Linse im Zusammenhange so aus dem übrigen Auge herauszupräparieren, daß die beiden ersteren einen schmalen Ring um die Linse bildeten. Unter Wasser (in physiologischer NaCl-Lösung) konnte ich leicht das Präparat auf Wattefäserchen so auf die Seite legen, daß die angenähert sphärische Form der ruhenden Linse im Profil gut sichtbar war, wie es die (etwas



R

Fig. 39.



A

Fig. 40.

Fig. 39. Schema des Strahlenganges bei Auftreten der Lichtlinie in der Schildkrötenlinse (s. Text).

Fig. 40. Schildkrötenlinse, mit Iris und Ciliarkörper isoliert, R in Ruhe, A bei elektrischer Reizung des überlebenden Präparates.

schematisierte) Fig. 40 R zeigt. Bei Reizung mit schwachen Strömen sieht man aufs schönste Iris und Ciliarring sich zusammenziehen und die mittleren Teile der Linsenvorderfläche unter starker Wölbungsvermehrung nach vorn treten (s. Fig 40 A). Gab ich einige Tropfen einer 1-proz. Nikotinlösung zu der Flüssigkeit, in der das Präparat schwebte, so waren nach wenigen Sekunden Iris und Ciliarring maximal kontrahiert und die Linse hatte dauernd die akkommodierte Form angenommen; elektrische Reizung war jetzt ohne Wirkung. —

Durch die hier mitgeteilten Untersuchungen ist zum ersten Male der Akkommodationsvorgang im Schilkrötenauge klargestellt und ein bisher in der Tierreihe nicht nachgewiesener Mechanismus der akkommodativen Gestaltsveränderung der Linse aufgedeckt.

Die genauere Untersuchung der einzelnen Teile des Ciliarringes der Schildkröte führte mich (1912) zur Entdeckung einer eigenartigen Bildung an der nach unten gelegenen Partie des Ciliarkörpers: Bei Betrachtung des letzteren von rückwärts im auffallenden Lichte fand ich, daß regelmäßig zwischen den beiden nach unten gerichteten Ciliarfortsätzen ein beträchtlich tieferer und breiterer Zwischenraum sichtbar ist, als zwischen den übrigen Ciliarfortsätzen, die Linse zeigt an der entsprechenden Stelle regelmäßig eine flache, kolobomartige Einkerbung; der jenen tiefen Zwischenraum nach vorn (d. i. nasalwärts) begrenzende Ciliarfortsatz ist stets deutlich stärker als die übrigen (Tafel III, Fig. 6). Bei elektrischer Reizung werden die temporalwärts von dem starken Fortsatze gelegenen Partien, während sie gegen

Digitized by Google

die Pupillenmitte vorrücken, ansehnlich in der Richtung nach diesem Fortsatze hingezogen, während die nasal von der Lücke gelegenen Fortsätze ebenso wie alle übrigen nur in der Richtung nach der Pupillenmitte hin vorrücken. (Aehnliche, nur weniger ausgesprochene Bildungen fand ich bei verschiedenen Eidechsenarten.)

Die mikroskopische Untersuchung des Schildkrötenauges deckte an der eben beschriebenen Stelle einen verhältnismäßig sehr kräftigen, quer verlaufenden Muskel auf, der, wie ich vermute, die Aufgabe hat, durch seine Kontraktion die Wirkung der ringförmigen Binnenmuskulatur zu unterstützen. Jedenfalls hilft seine Zusammenziehung den Durchmesser des Ciliarringes verkleinern und erleichtert so die Entfaltung der Wirkung der übrigen Muskeln auf die Linse. Fig. 40a zeigt den Muskel auf einem Frontalschnitte, Fig. 4 auf Tafel III auf einem Sagittalschnitte.

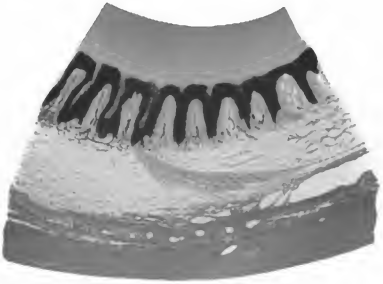


Fig. 40a. Frontalschnitt durch die untere Hälfte des Ciliarringes einer Schildkröte, zeigt den Transversalmuskel in seinem ganzen Verlaufe.

Von besonderem Interesse ist der hier zum ersten Male erbrachte Nachweis, daß bei verschiedenen Reptilien die gerade nach unten gelegene Stelle des Ciliarringes durch bisher nicht bekannte morphologische Eigentümlichkeiten ausgezeichnet ist, und daß neben der ringförmig angeordneten Muskulatur hier ein weiterer Muskel besteht, der die benachbarten Teile des Ciliarringes nasalwärts zieht. —

Die oben geschilderten Versuche über die Akkommodation der Schildkröte sind so leicht zu wiederholen und so eindeutig, daß ich darauf verzichten könnte, die früheren, sämtlich unzutreffenden Angaben über den fraglichen Vorgang aufzuführen. Da aber neuere Darstellungen die tatsächlichen Verhältnisse und die Entwicklung des ganzen Problems unrichtig wiedergeben, dürfte ein kurzer Ueberblick über die wesentlichsten Punkte der letzteren am Platze sein.

Beer (1898), der erste, der am Schildkrötenauge experimentierte, hatte vom Mechanismus seiner Akkommodation folgende Auffassung: „Kontrahiert sich der Ciliarmuskel, so werden die Ciliarfortsätze, die Chorioidea und das mit ihr fest verbundene hintere Ende der Zonula nach vorn und axialwärts gezogen, diese wird hierdurch und durch

Digitized by Google

den Zug an der Hornhaut und eventuell am Ligamentum pectinatum entspannt, so daß die Linse ihrer elastischen Gleichgewichtsstellung sich nähern, resp. sie annehmen kann; sie zieht sich dann in der Richtung ihrer Durchmesser zusammen und verdickt sich in der Richtung ihrer Achse." Weiter gab BEER an, daß der Krümmungsradius der Vorderfläche „bei der akkommodierten und bei der aus ihrer Spannung befreiten Linse zur Genüge übereinstimmt resp. bei dieser am geringsten ist". Er hält es nicht für ausgeschlossen, daß „durch die Kontraktion ringförmiger Muskeln im Ciliarteile der Druck im Glaskörperraume erhöht, ein Zurücktreten der Linse hierdurch verhindert, eventuell sogar ein leichtes Vortreten der Linse im ganzen — abgesehen von der Vorwölbung der Vorderfläche — bewirkt werden könnte". „Der Iris kommt keine wesentliche Rolle beim Akkommodationsspiel des Schildkrötenauges zu."

Zur Widerlegung der BEERschen Anschauungen genügt schon mein oben (p. 246) beschriebener Versuch an der mit Iris und Ciliarkörper isolierten Schildkrötenlinse. Zwar scheint in einer von BEER gegebenen Abbildung die Vorderfläche der Linse im Pupillargebiete stärker vorgewölbt, als es der Kugelform der ganzen Linse entsprechen würde; aber in seiner Darstellung betont er ausdrücklich, daß die Schildkrötenlinse bei Akkommodation im Auge sich ihrer elastischen Gleichgewichtsform nähere.

Den gleichen Irrtümern und Widersprüchen wie bei BEER begegnen wir bei HEINE (1908). Er schreibt: „Den grundlegenden Beobachtungen BEERS über den Mechanismus der Akkommodation (sc. bei den Schildkröten) kann ich nur zustimmen", und meint, man könne sich bei seitlicher Beobachtung „von der akkommodativen Entspannung der Zonula und der Wölbungszunahme besonders der vorderen Linsenfläche überzeugen". Der Linsenradius nehme hier von 5—6 mm bei Akkommodationsruhe auf 0,6—0,7 mm bei Akkommodation ab; „es muß also eine Art von Lenticonus anterior entstehen, wie ja auch schon von BEER abgebildet ist". Auch HEINE nimmt also an, daß die starke Gestaltsveränderung der Vorderfläche durch Entspannung der Zonula zustande komme; durch einfaches Freipräparieren der Linse kann man sich leicht von der Irrigkeit dieser Annahme überzeugen. Die Irrtümer in einem späteren Aufsatze von HEINES Schüler WYCHGRAM (1910) hat F. FISCHER (1911) eingehend richtiggestellt.

v. PFLUGK hatte (1908) von der Akkommodation der Schildkröten folgende Vorstellung: „Wir finden also in der Akkommodation der Schildkröten eine komplette Analogie mit jener der Schlangen; wir wissen, daß diese Akkommodation durch die Kontraktion des Ringmuskels in der Iriswurzel erfolgt. Als Folge der Kontraktion dieses Muskels haben wir die Erhöhung des Glaskörperdruckes und Vorrücken der Linse bis zur äußersten Spannung der Zonulafasern, während die Linse ihre Form nicht ändert. Bei den Schildkröten wird das Vorrücken der Linse verhindert durch die akkommodative Muskellage („couche musculaire accommodative"), die in der Iris und auf den Augenwänden liegt. Daher haben wir das Vorrücken der Linse ausschließlich durch Zunahme der Wölbung des vorderen Linsenpoles ausgedrückt."

v. PFLUGK versäumte, den fundamentalen Kontrollversuch am eröffneten Auge anzustellen, durch den man sich leicht von der Irrigkeit seiner Meinung überzeugen kann. Auch seine Angabe über Fehlen der Wölbungszunahme der Linse bei der Akkommodation der Schlangen ist nicht zutreffend.

Digitized by Google

Seine Meinung über die Schildkrötenakkommodation stützt v. PFLUGK hauptsächlich auf die Beobachtung, daß in Augen, die er zum Gefrieren brachte, während sie durch den faradischen Strom gereizt wurden, die Linse im Pupillargebiete einen vorderen Lenticonus zeigte, den ja auch BEER abgebildet hatte (s. o.). Die Beweiskraft der v. PFLUGKschen Versuche wird aber schon dadurch wesentlich beeinträchtigt, daß er einen solchen Lenticonus, wenn auch in geringerem Grade, mehrfach auch im ruhenden Auge fand, daß er in mehreren bei Reizung gefrorenen Augen auch einen hinteren Lenticonus erhielt, der bei der Akkommodation im lebenden Schildkrötenauge nicht vorkommt, und daß es ihm nach seinen eigenen Angaben nur „selten gelungen ist, die Iris in Myosis zu fixieren, da die Kälte zu langsam ins Augeninnere eindringt". Wenn v. PFLUGK angibt, die Hornhaut deformiere sich 24 Stunden nach der Enukleation durch Einsinken, so genüge hier der Hinweis auf die bekannte Tatsache, daß bei allen Schildkröten die Hornhaut bereits unmittelbar nach der Enukleation einsinkt, ja oft schon sofort nach Köpfen des Tieres, vor der Enukleation.

Daß die v. PFLUGKsche Gefriermethode nicht imstande ist, die Form der lebenden Linse genügend wiederzugeben, und zu einer Reihe irriger Angaben (z. B. über die Akkommodation bei Vögeln) führte, hat F. FISCHER (1906) in umfassenden, sorgfältigen Untersuchungen dargethan.

Nachdem unsere Versuche die Unhaltbarkeit der Hypothese v. PFLUGKs von der Gestaltsveränderung der Schildkrötenlinse durch Glaskörperdruck dargetan hatten, zog er noch zwei weitere Möglichkeiten mit folgenden Worten in Betracht: „Ob durch Steigerung des Glaskörperdruckes oder durch Reste des von HESS abgetragenen Glaskörpers die Grundlage gebildet wird, auf welcher der Lenticonus anterior sich aufbaut, oder ob schließlich durch die durch die Schwere der zurücksinkenden Linse (nach Abtragung des Glaskörpers) gespannten Zonulafasern die Bildung eines Lenticonus anterior ermöglicht wird, spielt eine untergeordnete Rolle." Auch diese neuen Hypothesen v. PFLUGKs erledigen sich schon allein durch meinen oben erwähnten Versuch an der mit Iris und Ciliarkörper isolierten Linse.

2. Saurier.

Im wesentlichen den gleichen akkommodativen Veränderungen wie bei der Schildkröte begegnen wir bei den anderen von uns untersuchten Reptilien.

Die Saurier haben mit den Schildkröten die Starrheit der vorderen Scleralpartien gemeinsam, die hier im allgemeinen durch eine Reihe von Knochenplatten bedingt ist, welche dicht hinter der Hornhaut beginnen. Dementsprechend findet man bei Reizung meist kaum nennenswerte oder überhaupt keine nachweisbaren Veränderungen der Form des vorderen Augenabschnittes, zum Unterschiede von den Schlangen (s. u.), wo solche bei sämtlichen von uns untersuchten Arten deutlich waren. Das Vorrücken der Linsenvorderfläche bei der Akkommodation fanden wir bei allen Echsenarten verhältnismäßig unbedeutend.

Der Ciliarkörper sämtlicher von uns untersuchten Saurier zeichnet sich durch vollständiges oder fast vollständiges Fehlen der Ciliarfortsätze aus; er reicht als fast gleichmäßig ebene Membran bis dicht an den Linsenrand; bei manchen Arten sieht man vor diesem, nahe der Linsenvorderfläche, kleine Spuren von flachen radiären Erhebungen.

Bei Reizung rückt der ganze Ciliarkörper nach vorn und gegen die Augenachse vor; diese Verschiebung ist an äquatorial halbierten Augen auch nahe der Gegend des Aequators noch zu sehen, nicht selten treten hier bei der Kontraktion zirkuläre Falten auf und der freie Scleralrand wird nach innen umgebogen.

Digitized by Google

Von besonderem Interesse ist wieder die Beobachtung der von der vorderen Linsenfläche entworfenen Linsenbildchen von rückwärts. Die Versuche, die sich noch stundenlang nach der Enukleation mit stets gleichem Ergebnisse wiederholen lassen, zeigen eindringlich, daß auch hier wieder die in Akkommodationsruhe angenähert sphärisch gewölbte oder leicht abgeflachte vordere Linsenfläche bei Kontraktion der Binnenmuskulatur eine wesentlich von der Ruheform abweichende Gestalt erhält, indem durch Druck auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche deren mittlere Partien eine starke Wölbungsvermehrung erfahren. Daß auch hier, ebenso wie bei der Schildkröte, der Glaskörperdruck keine wesentliche Rolle spielen kann, zeigt das Auftreten des geschilderten Phänomens in Augen, bei welchen die ganze hintere Hälfte entfernt und der Glaskörper vollständig abgeflossen ist.

Die Veränderung der hinteren Linsenfläche bei Reizung ist verhältnismäßig unbedeutend.

Das Kleinerwerden und Vorrücken des vorderen Linsenbildes im Pupillargebiete bei Betrachtung von vorn und die Ausziehung sowie die Verdoppelung des etwa in der Mitte zwischen Aequator und vorderem Pole entworfenen Bildes bei Betrachtung von rückwärts konnten wir unter anderen bei *Lacerta agilis*, bei *Gongylus ocellatus* und bei *Agama inermis* feststellen. Bei allen fiel auch die starke Entwicklung des Ringwulstes der Linse auf, der hier infolge kleiner optischer Differenzen oft schon bald nach Eröffnung des Auges mit unseren Methoden sichtbar wird. Bei der Mehrzahl dieser Saurier kann man schon bei der von uns benutzten Lupenvergrößerung die einzelnen Fasergruppen der Linse leicht wahrnehmen.

Selbst in den kleinen Augen der Blindschleiche waren nach äquatorialer Halbierung die akkommodativen Gestaltsveränderungen der Linse und die dadurch bedingte Verdoppelung des vorderen Linsenbildchens wie bei allen anderen Sauriern leicht zu demonstrieren. Die Linse ist hier sehr weich, am Ciliarkörper von Fortsätzen keine Spur wahrzunehmen.

Bei Lacerta fanden wir die frische Linse weich, nur wenig härter als die der Schildkröte und viel weicher als die der meisten von uns untersuchten Schlangenarten; auffallend war die geringe Wölbung der Vorderfläche der aus dem Auge entfernten Linse.

Beim Chamäleon sieht man bei Reizung des frisch enukleierten Auges eine hochgradige Verkleinerung des in Akkommodationsruhe ziemlich großen vorderen Linsenbildchens im Pupillargebiete, die pupillaren Iristeile rücken gegen die Augenachse vor, gleichzeitig ziehen ihre peripheren Partien sich peripherwärts und beträchtlich nach rückwärts zurück: zwischen beiden liegt also eine mittlere Iriszone, die bei Reizung angenähert unbewegt bleibt. Die akkommodative Verengerung der Pupille ist, offenbar infolge dieser in zwei entgegengesetzten Richtungen auf die Iris wirkenden Kräfte, auch unmittelbar nach der Enukleation unbedeutend, die Pupille bleibt auch bei starker Reizung noch ziemlich weit. Bei Betrachtung von der Seite sieht man während der Reizung die ganze der Iris entsprechende Ebene sich eine Spur nach rückwärts verschieben. Zuweilen bemerkt man an den die Hornhaut einschließenden Knochenplättchen ein leichtes Einsinken ihres cornealen Randes. An der Hornhaut selbst sah ich in neueren Versuchen mehrfach während der Reizung des uneröffneten Auges nahe dem Limbus eine feine ringförmige Rinne auftreten, die mit Aufhören der Reizung wieder verschwand.

Digitized by Google

Die Hornhaut des enukleierten Chamäleonauges bleibt während der Beobachtung stundenlang klar und durchsichtig, so daß die Vorgänge an der Iris bei Reizung bequem studiert werden können; letztere waren 1/4 Stunde nach der Enukleation noch deutlich. Der Ciliarteil des Auges tritt frei von Fortsätzen bis dicht an den Linsenrand heran (HEINRICH MÜLLER gab an, daß beim Chamäleon statt der Ciliarfortsätze „nur kleine warzige Unebenheiten und, weiter vorn, ganz schwache meridional gestellte Leistchen vorhanden sind, welche jenen Namen kaum verdienen", vgl. 1872).

3. Alligator.

Bei elektrischer Reizung des enukleierten Alligator-Auges ziehen die ovalen Pupillen sich zu einem schmalen vertikalen Spalte zusammen. Bei den schwächsten eben auf die Iris wirkenden Strömen bemerkt man regelmäßig beträchtliches Einsinken der Lederhaut insbesondere oben und unten: oft wird das oberflächliche Gewebe hier in eine Reihe feiner Fältchen zusammengezogen. Die seitlichen, mehr schiefergrauen Sclerapartien werden zuweilen eine Spur an die Hornhaut herangezogen, in anderen Fällen hat man den Eindruck, als würden sie bei Einziehung der oberen und unteren Partien leicht vorgebuchtet (vgl. den Abschnitt über die Schlangenakkommodation).

Das Alligatorauge ist so weich, daß es bei äquatorialer Eröffnung sofort zusammensinkt, weshalb die gewöhnliche Betrachtung von rückwärts wenig übersichtliche Bilder gibt. Der Ciliarkörper ist entsprechend der eben erwähnten Bildung der Lederhaut oben am mächtigsten, unten etwas weniger mächtig, zu beiden Seiten am schmalsten, die Ciliarfalten sind hier nicht nur kürzer, sondern auch kleiner und stehen dichter.

Bei Reizung ziehen sich die ganzen Ciliarteile von allen Seiten stark gegen die Linse hin zusammen, die Augenhüllen werden dabei mitgezogen, die Linse rückt (im eröffneten Auge) beträchtlich nach rückwärts; wiederholt konnten wir mit Sicherheit bei Betrachtung von rückwärts deutliches Größerwerden des vorderen Linsenbildchens wahrnehmen, wenn dieses in der Nähe des Aequators entworfen wurde. Danach ist auch für den Alligator eine, wenn auch unter den gegebenen Verhältnissen anscheinend nicht sehr bedeutende, Druckwirkung des Ciliarsystems auf die peripheren Teile der vorderen Linsenfläche, ähnlich wie bei den anderen Reptilien, wahrscheinlich. —

4. Schlangen.

Der Darstellung des Akkommodationsvorganges im Schlangenauge seien einige neue Befunde über die makroskopisch-anatomischen Verhältnisse vorausgeschickt, die wir hier erheben konnten und die für das Verständnis der fraglichen Vorgänge von Wichtigkeit sind.

Der vordere Scleralabschnitt ist bei allen von uns untersuchten Schlangen außerordentlich weich; er unterscheidet sich dadurch wesentlich von jenem der Saurier und ähnelt einigermaßen dem beim Alligator. Bei sämtlichen Nattern fanden wir konstant am uneröffneten, eben enukleierten Auge in der Sclera zwei kleine faltenartige Furchen, die dicht hinter der Corneoscleralgrenze beginnen und meridional bis nahe zum Aequator des Auges verlaufen; sie haben eine konstante Lage, die eine ist ziemlich genau nach hinten, die andere nach unten vorn gerichtet.

Bei Reizung frisch enukleierter uneröffneter Augen mit den schwächsten Strömen, die eben Verengerung der Pupille hervorrufen, werden die Scleralpartien in der Umgebung jener beiden Furchen be-

Digitized by Google

trächtlich gegen das Augeninnere eingezogen, so daß sie sich deutlich vertiefen, was im Hinblick auf HEINES (1908) irrige Darstellung vom Akkommodationsvorgang im Schlangenauge hervorzuheben ist. Diese physiologische akkommodative Einschnürung der Sclera ist hier so beträchtlich, daß sie das Vorhandensein jener präformierten Scleralfurchen nötig macht. Bei Reizung werden gerade die an letztere angrenzenden, also besonders die nach hinten und die nach vorn unten gelegenen Scleralteile beträchtlich, die übrigen stets weniger oder überhaupt nicht nachweislich eingezogen, ja, letztere erfahren nicht selten eine deutliche, wenn auch sehr geringe Ausbuchtung nach außen.

Eine weitere Folge dieser auffälligen akkommodativen Deformierung des Auges ist ein bei genügender Vergrößerung am Schlangenauge nicht selten nachzuweisendes akkommodatives Vorrücken der gesamten Hornhaut nach vorn, so daß die Augenachse während der Akkommodation eine Spur verlängert wird.

Die Linse rückt bei der Reizung nach vorn, so daß ihr Abstand vom Hornhautscheitel sich auf ca. $^2/_3$ bis höchstens die Hälfte des Ruheabstandes verringert. Die Beobachtungen, bei welchen man diese Abstände bestimmt, müssen selbstverständlich an unter Wasser befindlichen Augen angestellt werden; man überzeugt sich dann leicht von der Irrigkeit einer Angabe HEINES, nach der die Linse bei der Akkommodation bis zur Berührung mit der Hornhaut vorrücken soll: Tatsächlich bleibt immer, auch bei Reizung mit stärksten Strömen, ein beträchtlicher Zwischenraum zwischen beiden.

Sieht man von der Seite auf die Linse, so zeigen sich die pupillaren Irispartien stark hornhautwärts aufgeworfen, so daß von vorn her die hintere Irisfläche in mehr oder weniger großer Ausdehnung sichtbar wird. Oft hat man den Eindruck, daß die Wölbung der Linsenvorderfläche beim Vorrücken sich vermehre, doch war der Unterschied bei mehreren von uns untersuchten Schlangenarten zu gering, um mit dieser Methode ein sicheres Urteil zu gestatten. Bei verschiedenen Exemplaren der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) und der Zornnatter (*Zamenis*) sahen wir indessen ein unzweifelhaftes, wenn auch nicht sehr bedeutendes Kleinerwerden des vorderen Linsenbildes bei Reizung.

Bei der Würfelnatter fanden wir in Uebereinstimmung mit BEER die Wölbungszunahme der Linsenvorderfläche viel ausgesprochener. Dementsprechend zeigt die Beobachtung des vorderen Linsenbildes von vorn her deutliche Verkleinerung desselben bei der Akkommodation. An Würfelnatteraugen unter Wasser kann man bei passender Stellung von Auge und Lichtquelle dicht hinter dem Pupillarrande bei Reizung eine glänzende, sichelförmige Reflexlinie auftreten sehen, ähnlich der bei der Schildkröte beschriebenen (s. p. 245), die mit Aufhören der Reizung wieder schwindet. Also auch so läßt sich die akkommodative Deformierung der in Ruhe mehr gleichmäßig gewölbten Linsenvorderfläche selbst am uneröffneten Auge von vorn her direkt nachweisen.

Die Beobachtung von rückwärts nach äquatorialer Eröffnung des Auges ist bei Schlangen schwieriger als bei den anderen Reptilienarten, weil die weiche Sclera sofort zusammensinkt und sich leicht über den Ciliarkörper legt. Man sieht bei den meisten Schlangenarten, wie dies schon BEER angibt, jetzt, nach Eröffnung des Auges, die Linse bei Reizung stark zurücktreten, während die Sclera sich in Falten legt. Dagegen war bei der Würfelnatter auch in solchen eröffneten Augen die akkommodative Deformierung der Linsenvorder-

Digitized by Google

fläche, das Verschwinden des Reflexstreifs am Linsenäquator und das Auftreten eines solchen am Pupillenrande deutlich und ähnlich wie bei der Schildkröte zu sehen.

Der Ciliarkörper besteht bei der Würfelnatter aus unregelmäßigen größeren und kleineren Halbkugeln, deren Kuppen bei Reizung vorrücken und durch Druck auf die Linsenvorderfläche abgeplattet werden. Bei der Ringelnatter fanden wir ihn flach, ohne Falten, bei der Zornnatter zeigte sich eine Reihe feiner radiärer Streifen als Andeutung von Ciliarfaltenbildung. Die Angaben von CUVIER und von LEUCKART (1876), daß den Schlangen die Ciliarfortsätze fehlten, sind danach zu berichtigen.

Von besonderem Interesse erscheint bei unseren Untersuchungen am Schlangenauge der Nachweis eigener Einrichtungen (jener feinen Falten) im vorderen Scleralabschnitte, durch welche erst die starke akkommodative Deformierung der Augenhüllen möglich wird; wir begegneten ihr bei allen von uns untersuchten Schlangen.

Was die übrigen tatsächlichen Befunde angeht, so stimmen unsere Beobachtungen wesentlich nur darin mit BEER überein, daß wir ins-

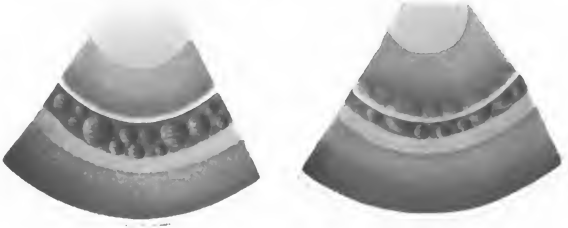


Fig. 41 R. Fig. 41 A.

Fig. 41. Sektor des vorderen Augenabschnittes der Würfelnatter, von rückwärts gesehen. *R* Ruhe, *A* Akkommodation.

besondere bei der Würfelnatter eine beträchtliche akkommodative Verkleinerung des vorderen Linsenbildes fanden, bei manchen anderen Nattern aber eine solche vermißten. Die freipräparierte Würfelnatterlinse fanden wir wie BEER an der vorderen Fläche eine Spur weniger gewölbt, als die der Ringelnatter.

Es war nicht wohl anzunehmen, daß bei einer Abteilung der Reptilien der Mechanismus der Akkommodation prinzipiell von jenem verschieden sei, den wir für die anderen Reptilien hatten nachweisen können, und daß die Natur hier gewissermaßen wieder zu jenem ganz anderen Mechanismus der Refraktionsänderung durch Aenderung der Linsennetzhautdistanz bei unveränderter Linsenwölbung zurückgekehrt sei, wie BEER u. a. annehmen. Insbesondere war es wenig wahrscheinlich, daß bei 2 einander so nahe stehenden Arten, wie Ringelnatter und Würfelnatter, ein durchaus verschiedenes Akkommodationsprinzip herrschen sollte, das ja auch entsprechend verschiedene anatomische Einrichtungen erfordern würde.

BEER fand für die Ringelnatter eine Akkommodationsbreite von ca. 15—16 Dioptrien, für die Würfelnatter eine solche von 17 Dioptrien

Digitized by Google

oder mehr. Beide Tiere haben ähnliche Lebensgewohnheiten, gehen ins Wasser, fangen unter Wasser Fische usw. Sollte man da wirklich nur für die eine Art Akkommodation durch Wölbungsvermehrung der Linse, für die andere eine solche durch Ortsveränderung ohne Wölbungsvermehrung annehmen? Nachdem wir auch für Zornnatter und Ringelnatter eine wenn auch verhältnismäßig geringe akkommodative Wölbungszunahme der Linsenvorderfläche festgestellt haben, ist daran zu denken, daß vielleicht auch bei anderen Schlangen eine Wölbungsvermehrung der Linse vorhanden ist, aber von zu geringem Betrage, um mit den bisher benutzten, hierfür möglicherweise nicht genügend feinen Methoden der direkten Beobachtung der Linsenbildchen sicher erkannt zu werden.

Ueber einen Versuch, die durch Ortsveränderung der Linse bedingten Refraktionsänderungen im Schlangenauge zu berechnen, habe ich an anderer Stelle (1909) eingehend berichtet. Hier genüge die Angabe, daß bei Annahme gewisser, nach unseren Bestimmungen in Betracht kommender Werte für Radius der Hornhaut und Dicke und Radien der Linse durch Vorrücken der letzteren um den Betrag von 0,25 mm (der etwa dem größten wirklich in Betracht kommenden entsprechen dürfte) bei unveränderter Wölbung die von BEER tatsächlich gefundenen Refraktionsdifferenzen zwischen ruhendem und gereiztem Schlangenauge erklärt werden können. Auch ergibt meine Berechnung für das Vorrücken des Hornhautscheitels um nur 0,1 mm schon eine Refraktionserhöhung des Auges um mehrere Dioptrien. Natürlich ist aus solchen Berechnungen nur zu schließen, daß die Akkommodation im Schlangenauge durch Linsenverschiebungen ohne Krümmungsänderungen zustande kommen kann, nicht aber, daß sie so zustande kommen muß.

Da die Berechnung mir weiter ergab, daß eine sehr geringe Zunahme der Krümmung der Linsenvorderfläche des Schlangenauges schon sehr beträchtliche Zunahme der Brechkraft der Linse zur Folge hat, und da wir ferner bei einigen Schlangenarten, bei welchen bisher akkommodative Verkleinerung der vorderen Linsenbildchen vermißt wurde, eine solche nachweisen konnten, hat die Vermutung wohl am meisten für sich, daß der Akkommodationsvorgang bei der Mehrzahl der Schlangen nur dem Grade, nicht der Art nach von jenem verschieden ist, den wir für die übrigen Reptilien und unter den Schlangen selbst für die Würfelnatter zum ersten Male nachweisen konnten.

D. Vögel.

Die makroskopisch-anatomischen Verhältnisse des Ciliarsystems der Vögel sind, wenn auch in vieler Beziehung jenen bei Reptilien ähnlich, so doch zum Teile etwas andere als dort und bei den verschiedenen Vogelarten so verschieden, daß man z. B. auf den ersten Blick leicht den Ciliarkörper eines Huhnes von dem einer Taube unterscheiden kann, wieder andere Bilder zeigen die Raubvogelaugen und jene der Nachtvögel. Ueber hierher gehörige Einzelheiten habe ich früher (1909—1912) ausführlich berichtet.

Zu unseren Untersuchungen an Tagvogelaugen benutzten wir vorwiegend solche von Tauben und Hühnern, daneben auch solche von Gänsen, Sperlingen, Turmfalken, Sittichen (meist in mehreren Exemplaren): von Nachtvögeln untersuchten wir vorwiegend *Otus*, *Syrnium* und *Athene noctua* (tunlichst junge Tiere).

Digitized by Google

Ein äquatorial eröffnetes Taubenauge zeigt bei Betrachtung von rückwärts in starkem auffallenden Lichte das auf Tafel III, Fig. 3 wiedergegebene Bild: 104—108 Ciliarfortsätze sind auffallend ungleichmäßig um die Linse derart angeordnet, daß die nach oben und hinten oben gelegenen stärker entwickelt und um etwa die Hälfte länger erscheinen, als die der unteren Linsenpartie zugehörigen; die kleinsten und kürzesten Fortsätze finden sich etwas nach vorn von der Gegend des Pecten. Dicht vor dem Aequator der Linse sitzen die Ciliarfortsätze mit verbreiterter Kuppe dem Ringwulste der Linsenvorderfläche auf, so daß hier über 100 kleine braune Stempelchen auf die Linse zu drücken scheinen. Wiederum sind die der hinteren oberen Hälfte zugehörigen Stempelchen wesentlich länger und stärker entwickelt und reichen auf der Linsenvorderfläche weiter vor, als jene der vorderen unteren. Diese Ungleichmäßigkeit findet sich bei Nachtvögeln im wesentlichen in ähnlicher oder gleicher Weise wie bei Tagvögeln.

Ein entsprechendes Verhalten zeigt die Pupille insofern, als sie in der Regel nicht in der Mitte des Irisringes, sondern nach vorn unten von ihr gelegen ist, so daß auch die Irisfläche oben und hinten oben nicht unbeträchtlich breiter erscheint, als unten und vorn unten. (Ueber besondere Eigentümlichkeiten an den nach unten gerichteten Teilen des Ciliarringes im Tagvogelauge s. weiter unten.)

Bei Reizung des eben enukleierten und äquatorial halbierten Tagvogelauges sieht man bei Betrachtung der vorderen Hälfte von rückwärts sämtliche Stempelchen in der Richtung nach der Augenachse hin vorrücken, in der Regel die oberen deutlicher als die unteren. Bei längere Zeit gereizten, nicht mehr genügend frischen Präparaten rücken nicht selten nur die oberen Stempel vor und schieben die Linse vor sich her, so daß die unteren Stempel etwas zurückweichen. Auch die peripher vom Linsenäquator gelegenen Teile des Ciliarkörpers rücken mit den Stempeln gegen die Augenachse und ziehen sich selbst in solchen eröffneten Augen nach Aufhören der Reizung wieder rasch peripherwärts zurück. Während aber im menschlichen Auge die Bewegung des Ciliarkörpers gleichzeitig nach vorn (d. i. hornhautwärts) gerichtet ist, sieht man hier im Augenblicke der Reizung die der Linse anliegenden Kuppen der Ciliarfortsätze eine kleine Bewegung nach innen, ungefähr in der Richtung nach der Linsenmitte ausführen. Aehnliches läßt sich auch in Augen beobachten, bei welchen nur Hornhaut und Iris entfernt sind, der hintere Augenabschnitt aber unverletzt blieb.

Den schönsten und eindringlichsten Beweis für die akkommodative Formveränderung der vorderen Linsenfläche erbringt wieder die Beobachtung der vorderen Linsenbildchen von rückwärts mit der oben beschriebenen Methode: Im ruhenden Auge erscheinen die vorderen Linsenbildchen, in der angegebenen Weise untersucht, an den zirkumpolaren und den mehr peripheren Partien der vorderen Fläche angenähert gleich groß, d. h. es erscheint hier ein großer Teil der vorderen Linsenfläche angenähert sphärisch, erst in der Nähe des Aequators etwas abgeflacht.

Hält man eine angenähert punktförmige Lichtquelle so, daß ihr vorderes Linsenbild in der Umgebung des vorderen Poles gesehen wird, und reizt nun, so wird dieses, ohne seine Form wesentlich zu ändern, beträchtlich kleiner und rückt nach vorn (hornhautwärts).

Digitized by Google

Hält man die Lichtquelle so, daß ihr Bild an mehr äquatorialen Teilen der Linsenvorderfläche entsteht, etwa in der Nähe der Gegend, wo die Ciliarfortsätze dieser aufsitzen, so zeigt das vordere Linsenbildchen schon bei Akkommodationsruhe diesen Fortsätzen entsprechend kleine Unregelmäßigkeiten, die erkennen lassen, daß jene bereits im Ruhezustande leichte Unebenheiten an der Linsenoberfläche hervorrufen können; bei Reizung ändern sich die durch diese Unebenheiten hervorgerufenen Reflexe in unregelmäßiger Weise.

Wird aber die Lichtquelle so gehalten, daß das vordere Linsenbild ungefähr in der Mitte zwischen Aequator und vorderem Pole der ruhenden Linse erscheint, so sieht man im Augenblicke der Reizung das bis dahin angenähert runde Spiegelbild (nicht selten beträchtlich) größer werden und sich gleichzeitig gegen die Pupillenmitte hin stark in die Länge ziehen. Oft wird dieses langgestreckte Bild in der Mitte seitlich eingeschnürt oder zerfällt in zwei Bilder, von welchen das eine, dem vorderen Pole näher gelegene, in der Regel beträchtlich kleiner wird und nach vorn rückt.

Diese Veränderungen der Linse sind im allgemeinen in den ersten Minuten nach der Enukleation am schönsten und ausgiebigsten, ihr Umfang kann bei häufig wiederholten Reizungen schon nach 5 bis 10 Minuten wesentlich geringer werden. Regelmäßig fanden wir die akkommodativen Aenderungen der Linsenwölbung bei den Nachtvögeln viel geringer als bei den Tagvögeln (s. u.)

Von großer Bedeutung für das Verständnis des Akkommodationsvorganges im Vogelauge sind auch folgende Versuche:

Trägt man mit einer feinen Schere, am Pupillarrande beginnend, vom Irisgewebe immer mehr ab, so daß schließlich nur ein schmaler, ca. 1 mm breiter, der Iriswurzel entsprechender Saum übrig bleibt, so zieht sich auch dieser bei Reizung noch immer kräftig zusammen. Ist die Iris so weit abgetragen, so sind die der vorderen Linsenfläche stempelartig aufsitzenden Ciliarfortsätze schön zu sehen, und es ist bei jeder Reizung wahrzunehmen, wie sie, offenbar von dem sich kontrahierenden Irisreste gedrückt, sich nach vorn und einwärts schieben und auf die Linsenvorderfläche drücken. Die akkommodativen Aenderungen der von der Linsenvorderfläche entworfenen Spiegelbildchen sind zwar noch deutlich, aber viel geringer, als im normalen Auge. Ist die Iris vollends bis zu ihrer Wurzel entfernt, so sieht man bei Reizung wohl noch ein deutliches, wenn auch nur mehr wenig ausgiebiges Vorrücken der Ciliarfortsätze, aber keine nennenswerten Aenderungen der Linsenbildchen mehr.

Bei einem Huhne entfernten wir etwa $^7/_8$ der Iris bis zur Wurzel, das letzte Drittel blieb fast unverletzt stehen. Nach einigen Stunden wurde das Auge rasch enukleiert und sofort nach äquatorialer Eröffnung von rückwärts beobachtet. An den irisfreien Teilen hatte die Wölbungsänderung der Vorderfläche bei Reizung so gut wie vollständig aufgehört, in dem Sektor mit erhaltener Iris sah man bei jeder Reizung noch ausgiebige Irisbewegung und an den entsprechenden Stellen die Verlängerung, Ausziehung und Verdoppelung der nahe der Mitte der Vorderfläche entstehenden Linsenbildchen noch in ähnlicher Weise wie im normalen Auge.

Alle diese Beobachtungen zeigen, daß 1) die in der Iriswurzel vorhandene (schon von KROHN und H. MÜLLER beschriebene) Muskulatur auch dann noch sich kräftig zusammenzieht, wenn von der Iris nur ein ca. 1 mm breiter basaler Saum übrig ist, und daß 2) die

Digitized by Google

Zusammenziehung dieser Irismuskulatur zweifellos von großer Bedeutung für die Wölbungsänderung der Linse ist. Wohl mag bei verschiedenen Arten ihr Einfluß auf letztere verschieden groß sein; daß aber auch schonende Entfernung der Iris die Fähigkeit der Wölbungsänderung der Linsenvorderfläche in hohem Maße beeinträchtigt, ist nach unseren Befunden nicht mehr zu bezweifeln.

Nach Einträufeln einer $^1/_2$-proz. Nikotinlösung in Augen mit normaler Iris findet man bald das im Pupillargebiete entstehende vordere Linsenbild sehr klein, das in den peripheren Teilen der Linsenvorderfläche entstehende dagegen größer geworden, als es ceteris paribus im ruhenden war; es erscheint, offenbar unter der Wirkung des Druckes von Ciliarfortsätzen und Iris, wie mit unregelmäßigen kleinen Knittern versehen; elektrische Reizung ist jetzt ohne Wirkung.

Durch alle diese neuen Beobachtungen ist der Nachweis erbracht, daß während der Kontraktion der Binnenmuskeln des Vogelauges die hier in Rede stehenden Teile einen vermehrten Druck auf die Peripherie der Linsenvorderfläche ausüben, der groß genug ist, um eine flach rinnenförmige Vertiefung derselben hervorzurufen und so die zirkumpolaren Linsenpartien stärker vorzuwölben. Die Linsenvorderfläche des Vogels ist in der Ruhe mehr oder weniger gleichmäßig gewölbt und entfernt sich während der Akkommodation beträchtlich von dieser Ruheform.

Welche Kräfte sind es, die die hier beschriebenen Verschiebungen und Linsenwölbungsänderungen bewirken?

Löst man an einem äquatorial halbierten Taubenauge Netzhaut und Aderhaut vorsichtig von den äquatorialen Scleralpartien nach vorn ab, so trifft man ca. $2^1/_2$—$3^1/_2$ mm vom Linsenrande entfernt auf einen schmalen, zu diesem ungefähr konzentrischen, oft bräunlich gefärbten Ring in der Sclera, von dem ein (schon von Brücke 1846 beschriebenes) ca. 1 mm breites, aus feinsten, glänzenden, sehr elastischen Fäserchen gebildetes Band entspringt, das nach der Linse zu, ungefähr 1—$1^1/_2$ mm vor deren Aequator, sich von außen an die mittleren Ciliarkörperpartien anheftet bzw. ganz in diesen aufgeht. Bei Reizung verbreitert sich dieses Band um ca. $^1/_3$ oder noch etwas mehr in der Weise, daß der sclerale Ursprung unbewegt an seinem Orte bleibt, die ciliare Insertionsstelle aber linsenwärts vorgezogen wird. Nach Schluß der Reizung zieht sich das Band, das wir als „ciliares elastisches Ringband" bezeichnen wollen, vermöge seiner großen Elastizität wieder rasch zu seiner ursprünglichen Breite zusammen.

Dieses auch auf den gewöhnlichen Schnittpräparaten leicht nachweisbare Band hat also einmal die Aufgabe, den bei der Akkommodation nach vorn verlagerten Ciliarkörper wieder in die Ruhelage zurückzuziehen, dann aber die, ein zu starkes Vorwärtsziehen der mittleren und hinteren Aderhautabschnitte bei der Akkommodation zu hindern. Der Muskel, der den Ciliarkörper nach vorn zieht, wird also durch dieses Band gewissermaßen daran gehindert, als „Tensor chorioideae" zu wirken. Daher dürfte die von mir vorgeschlagene Bezeichnung „Protractor corporis ciliaris" die funktionelle Bedeutung dieses Muskels richtiger wiedergeben, als jener gebräuchliche Name.

Uebt man bei Ablösen der Aderhaut eines frisch enukleierten, äquatorial eröffneten Auges in der oben angegebenen Weise einen

Digitized by Google

etwas stärkeren Zug an der Aderhaut aus, so reißt das ciliare Ringband ein, und es gelingt erst jetzt, den ganzen vorderen Abschnitt der Aderhaut nebst Iris und Linse aus den Augenhüllen zu entfernen, so daß anscheinend allein die derbe, zum Teile knöcherne, weißliche Scleralkapsel nebst Hornhaut zurückbleibt. Legt man aber diese auf die Elektroden und reizt, so wird man überrascht durch lebhafte und ausgiebige Bewegungen an der Corneoscleralgrenze, die beträchtlich gegen das Augeninnere verschoben wird. Es bleibt also bei solcher Präparation der CRAMPTONsche Muskel an der Sclera zurück, und seine Wirkung auf die Hüllen des Auges läßt sich wohl nicht schöner und eindringlicher vorführen, als durch diesen Versuch.

Da wir die elektrische Reizung an einem Taubenauge noch 4 Stunden (!) nach der Enukleation mit Erfolg vornehmen konnten, dürfte das so bequem zu beschaffende Objekt auch für die Muskelphysiologie von Interesse sein.

Die Untersuchung des Taubenauges von vorn ergab uns unter anderem folgendes: Versuche, die Verhältnisse im Kammerwinkel bei starkem auffallenden Lichte mit der Lupe zu studieren, wurden dadurch erschwert, daß bei Reizung die peripheren Hornhautteile sich in zahlreiche feine, zum Limbus konzentrische Fältchen legten. Daher wurde die Hornhaut bis nahe zu ihrem Rande abgetragen; nun sieht man allenthalben vom Scleralrande eine große Menge feinster glasheller Fäserchen schräg nach hinten ziehen und an der Iriswurzel sich anheften. Bei Reizung zieht sich die gesamte Iris, insbesondere auch ihre basalen Teile, zusammen, ihr ganzes Gewebe verschiebt sich beträchtlich gegen den vorderen Linsenpol zu; dadurch werden jene Fäserchen stark gespannt und gedehnt, bei Aufhören der Reizung verkürzen sie sich wieder, wobei sie die Iriswurzel, an der sie sich anheften, mit zurückziehen. Durchtrennt man mit einem GRÄFEschen Messer diese Fäserchen, so sinkt die Iris beträchtlich nach hinten. Eine andere, noch größere Zahl solcher Fäserchen spannt sich von der Corneoscleralgrenze etwas mehr nach rückwärts zu den Stempelchen der Ciliarfortsätze. —

Mit den von uns entwickelten Methoden ist es leicht, auch bei verhältnismäßig wenig umfangreicher Akkommodationsbreite, z. B. bei Nachtvögeln, den Akkommodationsvorgang zu verfolgen. Besonders schöne, ja überraschende Bilder erhält man bei Vögeln mit sehr großer Akkommodationsbreite: Aus Untersuchungen, die ich (1910) anstellte, um zu ermitteln, ob und in welcher Weise das Auge der Taucher vögel den Anforderungen des deutlichen Sehens in Luft und unter Wasser angepaßt sei, ergab sich, daß dies durch Entwicklung eines enormen Akkommodationsvermögens geschehen ist. Beim Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) fand ich eine Akkommodationsbreite von 40—50 Dioptrien oder etwas mehr; wie groß dieser Wert ist, zeigt ein Vergleich mit den Akkommodationsbreiten anderer Vögel und einiger Säuger: bei Nachtvögeln beträgt sie nach unseren früheren Bestimmungen nur etwa 2—3, höchstens 4 Dioptrien, bei Hühnern und Tauben 8—10 Dioptrien oder etwas mehr, beim Menschen selbst im jugendlichen Alter nicht mehr als etwa 14—16 Dioptrien. Vermöge seiner gewaltigen akkommodativen Linsenveränderungen kann der in Luft emmetropische Kormoran auch unter Wasser, wo er infolge der Ausschaltung der Hornhautbrechung um ca. 30 Dioptrien hypermetro-

Digitized by Google

pisch ist, doch Gegenstände noch deutlich sehen, die nur 5—10 cm von ihm entfernt sind.

Die weitere Untersuchung des Kormoranauges ergab diesem enormen Betrage der akkommodativen Brechkrafterhöhung entsprechend hochgradige Aenderungen an Linse und Ciliarkörper. Die Iris des Kormoranauges ist von leuchtender, fast rein grüner Farbe. Die Pupille zeigt, wenn man den Kopf fixiert, fast ununterbrochen ein lebhaftes Spiel von Erweiterung und Verengerung auch bei konstant bleibender Belichtung. Reizt man das Auge des lebenden Tieres nach Entfernen der Nickhaut und Anlegen passender Elektroden in der Nähe der Corneoscleralgrenze mit mäßig starken Strömen, so wird im ersten Augenblicke die Pupille enger, im nächsten Moment erweitert sie sich nicht unbeträchtlich, und gleichzeitig sieht man schon ohne besondere Hilfsmittel die Linse im Pupillargebiete unter starker Krümmungszunahme sich beträchtlich nach vorn wölben, während an der Iris nahe dem Pupillarrande ziemlich tiefe, regelmäßig konzentrische Falten sichtbar werden.

Bei der Akkommodation rückt das gesamte Irisgewebe so weit gegen die Augenachse vor, daß an der Peripherie ein den Uebergangsteilen zum Ciliarkörper entsprechender weißer Saum sichtbar wird, der bei Lupenvergrößerung aus feinsten radiären, grauen, jetzt straff gespannten Fäserchen gebildet erscheint. Diese Veränderungen lassen erkennen, wie beträchtlich hier auch der ciliare Rand der Iris bei der Akkommodation gegen die Augenachse hin verlagert wird (vgl. Fig. 42), während er im menschlichen Auge selbst bei maximaler Akkommodation seinen Ort nicht ändert; für das Verständnis des Akkommodationsvorganges sind diese Befunde von großer Bedeutung.

Nach Enukleation kollabiert schon in den ersten Minuten die Hornhaut, die hier eine überraschende Dicke zeigt: auf dem Schnitte erscheint sie an dem in Formol gehärteten Auge über einen Millimeter dick, nahezu doppelt so dick als die eines gleich behandelten Huhnauges.

Die Ciliarfortsätze sind beim Kormoran wie bei den anderen von uns untersuchten Vogelarten nicht allenthalben gleich breit, vielmehr ist auch hier der Ciliarring hinten am breitesten, vorn am schmalsten, der Unterschied nicht unbeträchtlich.

An der Linse fällt vor allem die erstaunliche Gestaltsveränderung der Vorderfläche bei elektrischer Reizung auf: das vordere Linsenbildchen schießt durch die Pupille nach vorn und wird viel kleiner, bei Aufhören der Reizung eilt es unter Größenzunahme wieder auf seine alte Stelle zurück. An dem hintern Linsenbildchen konnte ich keine deutliche Verkleinerung wahrnehmen; die gesamte hintere Linsenfläche rückt an den eröffneten Augen bei Reizung etwas nach hinten, der äquatoriale Durchmesser der Linse wird dabei deutlich, aber nicht viel kleiner. Bei Betrachtung des eröffneten Bulbus von rückwärts sieht man durch die Linse hindurch, daß bei Reizung die der Pupille zunächst gelegenen Iristeile nicht mehr, wie im ruhenden Auge, eine zur Achse angenähert senkrechte Ebene, vielmehr einen nach vorn (hornhautwärts) offenen Trichter bilden. Auch die oben (p. 256) eingehend geschilderten akkommodativen Aenderungen, Verdoppelungen usw. der vorderen Linsenbildchen sind im Kormoranange besonders ausgiebig. Die Linse ist ungemein weich, leises Berühren, etwa mit einem Stecknadelkopfe, genügt, um ihre Form stark

Digitized by Google

zu ändern; sie ist weicher, als bei allen von mir bisher untersuchten Vögeln, und nur bei Schildkröten habe ich eine ähnlich weiche Linse gefunden.

Die bei elektrischer Reizung auftretenden Aenderungen an Linse und Ciliarkörper sind noch $^1/_2$ Stunde nach der Enukleation leicht hervorzurufen. Ein gleiches Bild zeigt sich einige Minuten nach Aufträufeln eines Tropfen 1-proz. Nikotinlösung auf das lebende oder das überlebende äquatorial halbierte Auge; auch hier wird die Pupille zunächst sehr eng, bald darauf etwas weiter, als im ruhenden Auge.

Ich legte zwei Bulbi, von welchen einer mit Nikotin behandelt, der andere unbehandelt gelassen worden war, für 2 Tage in Formol, danach brachte ich sie in eine Mischung von Eis und Kochsalz; nachdem sie durchgefroren waren, wurden sie sagittal durchschnitten. Die beiden mit dem Zeichnenapparate aufgenommenen Fig. 42 R und A zeigen den großen Unterschied zwischen der Form

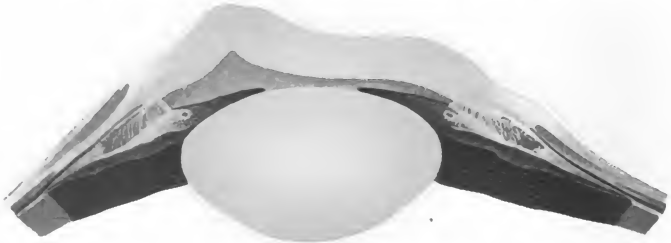


Fig. 42 R.

Fig. 42 A.

Fig. 42. Schnitt durch die vordere Hälfte des Kormoranauges. R Ruhe, A Akkommodation.

Digitized by Google

der ruhenden und jener der akkommodierten Linse; erstere erscheint auf dem Schnitte angenähert gleichmäßig elliptisch, letztere zeigt die starke Vorwölbung des pupillaren Teiles der Linsenvorderfläche und ungefähr in der Mitte zwischen Aequator und Pol die rinnenförmige Einsenkung, die ich am überlebenden Auge mittels der Linsenbildchen nachgewiesen hatte. Auch die ausgiebigen Veränderungen an Iris und Ciliarkörper des akkommodierenden Auges treten in diesen gehärteten Präparaten eindringlich hervor.

Der Akkommodationsvorgang bei den übrigen von mir untersuchten Vögeln ist von jenem im Kormoranauge nur dem Grade, nicht der Art nach verschieden.

Ich brauche nicht zu betonen, daß eine derartige Fixierung nicht entfernt mathematisch genau die Form der lebenden Linse wiedergibt und durchaus nicht alle Einzelheiten getreu festhält; so ist z. B. die Wölbung der Linsenvorderfläche um den Pol in vivo sicher stärker, als an dem hier gezeichneten fixierten Objekte. Wohl aber gibt das Verfahren die wesentlichen akkommodativen Gestaltsveränderungen der Linse wieder, wie sie mit den verschiedenen oben geschilderten Methoden schon am lebenden Auge sichtbar werden, und zeigt eindringlich den großen Unterschied zwischen der durchschnittlichen Form der Linse bei Ruhe und jener bei Akkommodation. Auch hier konnte ich nie etwas von einem Lenticonus posterior wahrnehmen.

Die Anpassung des Akkommodationsapparates an die gesteigerten Anforderungen beim Tauchen ist im Koromoranauge erfolgt: 1) Dadurch, daß die Linse wesentlich weicher ist, als bei den bisher untersuchten Vögeln. Diese interessante Tatsache steht in Einklang mit den früher von uns an zahlreichen Tieren erhobenen Befunden, nach welchen auch bei anderen Tierarten und -klassen die Linse im allgemeinen um so weicher gefunden wird, je größer das Akkommodationsbedürfnis des Tieres ist. 2) Durch besonders starke Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges, welche die Gestaltsveränderungen der Linse (direkt oder indirekt) herbeizuführen haben, hier insbesondere des Muskels in der Nähe der Iriswurzel. Die Wirkung dieses letzteren als Compressor lentis tritt am überlebenden wie am fixierten Kormoranauge eindringlich zutage. 3) Durch besonders große Verschieblichkeit jener zirkumlentalen Gewebsteile, durch deren Annäherung an Linse und Iriswurzel die zur Akkommodation erforderliche Verschiebung der Iris erst möglich wird. Die einschlägigen Verhältnisse sind aus den Figuren 42 R und A leicht ersichtlich. —

Der Akkommodationsvorgang im Vogelauge ist durch die mitgeteilten Befunde in den wesentlichen Punkten aufgeklärt. Während man bisher nicht über Erörterungen hatte hinauskommen können, wie derselbe hier sein könnte, zeigen unsere Untersuchungen zum ersten Male, wie er wirklich ist. Denn mit den von uns entwickelten Methoden können wir den ganzen Vorgang vor unseren Augen sich abspielen lassen, wir brauchen die akkommodativen Wölbungsänderungen der Linse nicht mehr zu erschließen, sondern können sie direkt sehen.

Die Wölbungsvermehrung der Sauropsidenlinse erfolgt hauptsächlich durch Druck der Ringmuskulatur der Iriswurzel und der dahinter gelegenen Ciliarfortsätze auf die Peripherie der Linsenvorderfläche. Elastische Elemente, die wir in den zirkumlentalen Ciliarteilen reich-

Digitized by Google

lich nachweisen konnten, wirken unterstützend, genügen aber allein, wie es scheint, noch nicht zu Herbeiführung nennenswerter Wölbungsvermehrungen. Damit dieser Druck möglich werde, müssen die Ciliarfortsätze eine Verlagerung nach innen, gegen die Augenachse hin, erfahren können; dies wird durch die Kontraktion der beiden anderen intraokularen Muskeln erreicht. Der CRAMPTONsche Muskel hat die Aufgabe, die Corneoscleralgrenze und die von ihr ausgehenden, zum Ciliarkörper ziehenden Befestigungsfasern des letzteren der Iriswurzel und dem Linsenrande zu nähern und so erst eine wirksame Iriskontraktion zu ermöglichen. Der Protractor corporis ciliaris (s. o.) dehnt das oben besprochene elastische ciliare Ringband und verschiebt den Ciliarkörper in der Richtung nach vorn und gegen die Augenachse; er wirkt somit im wesentlichen in ähnlichem Sinne auf die zirkumlentalen Partien des Ciliarkörpers wie der CRAMPTONsche Muskel, ohne ihn würden die elastischen Kräfte des Ciliarkörpers und die Kontraktion der Irismuskulatur nicht den gleichen Druck auf die Linse zur Folge haben können.

Veränderungen der Linsenhinterfläche sind bei den von uns untersuchten Vögeln anscheinend geringfügig bzw. überhaupt nicht nachweisbar. Niemals haben wir bei den Vögeln auch nur eine Andeutung von Rinnenbildung an der Linsenhinterfläche gesehen, wie sie v. PFLUGK (1906) für Taubenlinsen beschrieben hat, deren Form er im akkommodierten Zustande durch Gefriereinlassen fixiert zu haben glaubte, eine Annahme, deren Irrigkeit FISCHER (1906) eingehend dargetan hat.

Bei den verschiedenen bisher von uns untersuchten Vogelarten ist der Mechanismus der Akkommodation offenbar im wesentlichen ein ähnlicher oder der gleiche, aber die in Betracht kommenden Muskeln sind bei verschiedenen Arten verschieden stark entwickelt. Inwiefern für diese Verschiedenheiten die Lebensweise des Tieres, die Größe des ganzen Auges, Größe und Härte der Linse, die relative Lage der einzelnen Teile zueinander maßgebend sind, kann nicht erörtert werden; der Einzelforschung bietet sich hier eine Reihe neuer interessanter Aufgaben.

Ueber die Frage nach der Zonulaspannung während der Akkommodation des Vogelauges ist folgendes zu sagen: Die Verhältnisse im Vogelauge sind schon deshalb mit jenen im Menschenauge nicht ohne weiteres zu vergleichen, weil wenigstens die der vorderen Linsenfläche zugehörigen Zonulafasern hier eine andere Funktion haben als beim Menschen: Betrachten wir z. B. das Auge eines Huhnes, so sehen wir die ciliaren Stempelchen, der Linse unmittelbar aufsitzend, durch starke, zum Teile von ihnen selbst ausgehende Verbindungen innigst mit den anliegenden Teilen der Kapsel verbunden. Das dem vorderen Zonulablatte entsprechende Gewebe hat also im Vogelauge wesentlich die Aufgabe, eine möglichst feste Verbindung zwischen Linse und Stempelchen herzustellen, und es kann daher funktionell eine Mehrung oder Minderung ihrer Spannung nicht eigentlich in Frage kommen. Dagegen sehen wir schon von der Gegend der Ora serrata aus feine, jenen im menschlichen Auge ähnliche Zonulafasern direkt zur Linsenhinterfläche ziehen und mehr oder weniger weit vom Aequator in die hintere Kapsel übergehen. Würden diese Fasern bei der Akkommodation entspannt, so müßte der Druck von Iris und Ciliarfortsätzen auf die Linsenvorderfläche die Linse zurückdrücken, statt die von uns gefundene Wölbungsvermehrung herbeizuführen. Da aber auch im äquatorial halbierten Auge jener Druck noch eine starke Deformierung der Linsenvorderfläche herbeiführt, so folgt, daß auch während der Akkommodation jene hinteren Zonula-

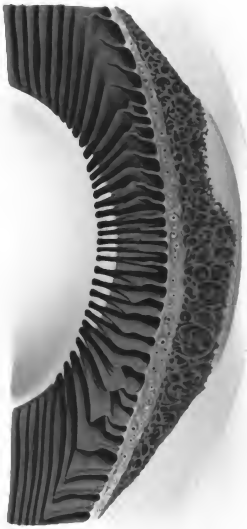
Digitized by Google

Digitized by Google

1.

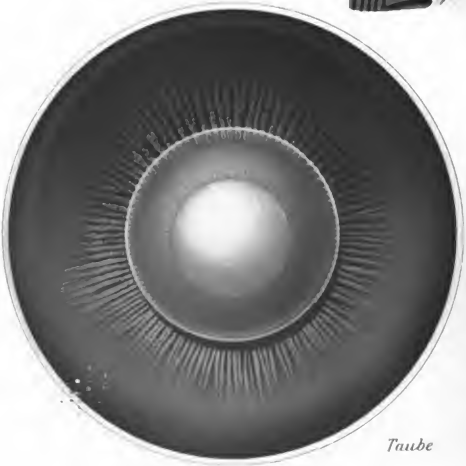
Zeus faber

2.



Seehund

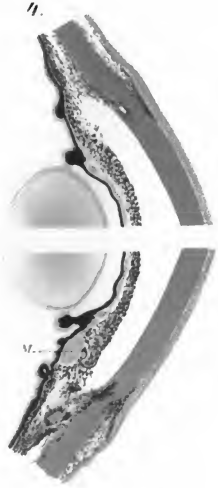
3.



Taube

Digitized by Google

4.



Schildkröte

5.

Bufo agua

6.

Schildkröte

7.

Scyllium

Fischer in Jena

Lith. Anst. v. Adamer Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

fasern sich in gespanntem Zustande befinden müssen. Von einer akkommodativen Entspannung der Zonulafasern, wie wir sie im Affen- und Menschenauge sehen, kann somit beim Vogel nicht die Rede sein. Wohl ist freilich Aufgabe des CRAMPTON-schen Muskels und des Protractor corporis ciliaris, die Ansatzpunkte der Gebilde, durch welche die Linse mit ihrer Umgebung in Verbindung steht, dem Linsenäquator zu nähern, so daß, wenn nicht gleichzeitig mit der Kontraktion dieser Muskeln die elastischen Kräfte an den Ciliarfortsätzen und insbesondere die Kontraktion der Ringmuskeln der Iriswurzel in Wirkung träten, es zu einer Entspannung des Aufhängeapparates würde kommen können. Letztere allein ist aber bei Reptilien und Vögeln noch nicht imstande, nennenswerte Wölbungsvermehrungen der Linse herbeizuführen. Diese erfolgen erst durch die Wirkung jener elastischen und Muskelkräfte, die in dem Maße weiter geht, als es die Kontraktion des CRAMPTON-schen Muskels und des Protractor sowie der Irismuskulatur gestattet, so daß der Aufhängeapparat der Linse immer gespannt bleibt. —

Die Wölbungsvermehrung der Linse erfolgt, wie unsere Versuche lehren, bei Reptilien und Vögeln im wesentlichen in gleicher Weise, und zwar so, daß hier wie dort durch Druck der Binnenmuskulatur auf die vor dem Aequator gelegenen Partien der Linsenvorderfläche die peripheren Teile der letzteren abgeplattet, die um den vorderen Pol gelegenen stärker gewölbt werden. Zwischen Aequator und vorderem Pole entsteht dadurch eine nach vorn konkave, mehr oder weniger flache, rinnenförmige Einsenkung in der Linsenvorderfläche. Im Ruhezustande zeigt letztere eine der sphärischen sich nähernde Form, bei Akkommodation entfernt sie sich von dieser. Der Glaskörperdruck kann nicht von ausschlaggebender Bedeutung für das Eintreten der akkommodativen Wölbungsvermehrung der Linse sein, denn diese erfolgt auch in äquatorial eröffneten, ja auch in solchen Augen, bei welchen der Glaskörper und die ganze hintere Bulbushälfte vollständig fehlt. Der Akkommodationsvorgang im Sauropsidenauge ist somit ein durchaus anderer, als bis heute allgemein angenommen wurde. Auch von jenem im Menschenauge ist er im Prinzip grundverschieden, ja in einem Hauptpunkte ihm gerade entgegengesetzt: Während der Akkommodation steht bei Reptilien und Vögeln die Linse unter erhöhtem Drucke und entfernt sich dadurch von ihrer weniger gewölbten Ruheform, beim Menschen steht sie während der Akkommodation unter vermindertem Drucke und nähert sich dadurch ihrer stärker gewölbten Ruheform. Der Mechanismus, den wir im Affen- und Menschenauge finden, ist also nicht, wie man bisher allgemein annahm, ein altes Erbteil in der Wirbeltierreihe, vielmehr ein verhältnismäßig junger Erwerb, dem wir zum ersten Male im Säugerauge begegnen.

In der älteren Literatur finden wir fast ausschließlich theoretische Erörterungen über den Akkommodationsvorgang bei Vögeln, die sich auf anatomische Untersuchung und auf die Angabe CRAMERS (1853) gründeten, daß nach Entfernung der Iris aus dem Auge einer getöteten Taube bei Reizung keine Veränderung der Linsenbildchen mehr eintrat, weshalb er die vermehrte Linsenwölbung auf Iriswirkung zurückführte; gegen diesen Versuch wandte BEER (1892) ein, daß hierbei wohl das Ligamentum pectinatum mitverletzt worden sei. HEINRICH

Digitized by Google

MÜLLERS Anschauungen (1857, vgl. 1872), die von BEER als „sehr gesucht und zum Teil unklar" bezeichnet wurden, stimmen im ganzen mit jenen von CRAMER überein; er nahm für das Vogelauge wie für das menschliche einen „durch die Irismuskeln vermittels des Ciliarkörpers auf den Rand der Linse ausgeübten Druck" in Verbindung mit erhöhtem Glaskörperdrucke als Ursache der akkommodativen Wölbungszunahme an. Diesen Meinungen gegenüber entwickelte S. EXNER (1882) auf Grund der gleichen anatomischen Daten die Hypothese einer akkommodativen Entspannung der Zonula für das Vogelauge. Aus den anatomischen Verhältnissen hat somit ein Teil der Autoren eine Kompressionstheorie, der andere eine Entspannungstheorie abgeleitet. Dies ist unter anderem auch deshalb von Interesse, weil auch neuerdings die Meinung vertreten worden ist, man könne durch morphologische Betrachtung allein eine genügende Kenntnis von der Physiologie der Akkommodation gewinnen; FRANZ (1909) wurde so zu irrigen Anschauungen über die Vogelakkommodation geführt (s. u.).

Sämtliche bisherigen Untersucher hatten angenommen, daß der Mechanismus der Akkommodation beim Menschen und Vogel im Prinzip der gleiche sei; dem einen Versuche von CRAMER am Taubenauge, der zugunsten einer Drucktheorie zu sprechen schien, standen die ausgedehnten experimentellen Studien von BEER gegenüber, nach welchen die für den Menschen heute einwandfrei nachgewiesene Entspannungstheorie auch für das Vogelauge Geltung haben sollte.

Die von FRANZ (1909) auf Grund eingehender anatomischer Studien geäußerten Anschauungen über die Akkommodation im Vogelauge muß ich kurz erwähnen, da mehrfach irrigerweise angegeben wurde, ich hätte durch meine Untersuchungen die FRANZschen Angaben „bestätigt"; tatsächlich ist aber mein erster Bericht über die Akkommodation bei Reptilien und Vögeln (Nov. 1908, Phys.-med. Gesellsch. Würzburg) etwa ein Jahr vor der Arbeit von FRANZ erschienen, und ich kam in allen wesentlichen Punkten zu anderen Ergebnissen als letzterer.

FRANZ schreibt unter anderem: „Die Linsenakkommodation kann nach der Lage der Muskeln nur durch den MÜLLERschen Muskel bewirkt werden. Sie ist also unabhängig vom CRAMPTONschen Muskel, dem Hornhautmuskel, und ebenso unabhängig von der Irismuskulatur". Ein Blick auf meine Abbildungen von der Kormoranakkommodation genügt, zu zeigen, daß gerade der Irismuskulatur an der Gestaltsveränderung der Linse ein wesentlicher Anteil zukommt.

Weiter irrt FRANZ mit der Angabe: „Die Linsenakkommodation kommt auch nach HESS ohne Beteiligung des CRAMPTONschen Muskels zustande, dieser Muskel dient vielmehr nur der Hornhautakkommodation". Ich habe eine derartige Meinung nicht geäußert, vielmehr die Bedeutung des fraglichen Muskels für die Linsenakkommodation, wie aus meiner oben (s. p. 162) wiedergegebenen Schilderung hervorgeht, wesentlich anders aufgefaßt.

Unzutreffend ist ferner folgende Annahme von FRANZ: „Das bekannte Ligamentum pectinatum iridis des Vogelauges mit dem Cavum Fontanae erachte ich nur für ein postmortales Zerreißungsprodukt, das entsteht, indem die Linse in die Leichenstellung übergeht". Mit den von mir benützten Methoden kann man das Faserwerk des FONTANAschen Raumes in seiner charakteristischen Anordnung und die Veränderungen, die es bei der Akkommodation zeigt, im lebenden bzw. überlebenden Vogelauge leicht zur Anschauung bringen.

Weiter meint FRANZ, daß das Vogelauge besser als andere Augen für die Akkommodation ausgerüstet sei, weil es außer der Linsenakkommodation die Horn-

Digitized by Google

hautakkommodation besitze. Demgegenüber darf ich darauf hinweisen, daß BEER bei einer Reihe stark akkommodierender Vögel (z. B. Huhn, Krähe und Taube) keine akkommodative Aenderung am Scheitel der Hornhaut nachweisen konnte, ferner, daß nach meinen Untersuchungen an Taucher vögeln hier auch nach Ausschalten der Hornhaut, also lediglich durch Linsenakkommodation, eine Refraktionserhöhung im Betrage von ca. 50 Dioptrien zustande kommt.

Kürzlich (1911) machte FRANZ die mit den Tatsachen nicht in Einklang stehende Angabe, daß die HELMHOLTZsche Akkommodationstheorie „mutatis mutandis auch für das Vogelauge gilt und wahrscheinlich richtig ist für den ursprünglichsten Akkommodationsmodus der Landwirbeltiere". Meine Versuche zeigen, daß der ursprünglichste Modus der Akkommodation der Landwirbeltiere wie auch die Akkommodation im Vogelauge mit der von HELMHOLTZ für das Menschenauge aufgestellten Theorie nichts zu tun hat. —

Akkommodationsbreite. Im Anschlusse an die Darstellung der Vogelakkommodation im allgemeinen sei über einige unserer neuen Beobachtungen, zunächst über die Akkommodationsbreite bei verschiedenen Vogelarten berichtet, soweit diese biologisch von Interesse scheinen.

Man pflegte bisher allgemein den Vögeln besonders großes Akkommodationsvermögen zuzuschreiben und hat das Vogelauge als das Akkommodationsauge κατ' ἐξοχήν bezeichnet (FRANZ). Dies steht schon mit der Tatsache in Widerspruch, daß das Akkommodationsvermögen selbst der stark akkommodierenden Tagvögel doch noch kleiner ist, als, nach BEERS Messungen, unter den Reptilien das der nicht besonders stark akkommodierenden Schlangen. Andere Reptilien akkommodieren bekanntlich noch viel stärker, insbesondere die Schildkröten (s. o.). Es wurde niemals auch nur die Möglichkeit berücksichtigt, daß etwa nach Lebensgewohnheit, Art und Zeit der Nahrungsaufnahme etc. wesentliche Unterschiede in der Akkommodationsfähigkeit verschiedener Vogelarten vorkommen könnten. Aus dem Umstande, daß einige Körner pickende Tagvögel eine beträchtliche Akkommodationsbreite haben (bei Tauben beträgt sie nach HEINE 10—12 Dioptrien), schloß man ohne weiteres auf ein gleiches Verhalten bei allen Vögeln.

Als wir eine Reihe von Nachtvögeln (*Otus vulgaris, Athene noctua, Syrnium aluco*, ausschließlich junge Exemplare) skiaskopisch untersuchten, fanden wir bei Reizung mit schwachen wie mit starken Strömen nur eine verhältnismäßig geringe Akkommodationsbreite, im Durchschnitte nicht mehr als 2—3 Dioptrien, vereinzelt höchstens 4 Dioptrien.

Vergleichende Untersuchungen über die akkommodativen Aenderungen bei Tag- und Nachtvogelaugen stellten wir unter anderem in der Weise an, daß wir mit der DRÜNER-BRAUSschen Lupe die in der Umgebung des vorderen Linsenpoles entstehenden Spiegelbilder verschiedener passend gewählter Lichtquellen bei entspannter und bei angespannter Akkommodation beobachteten. Es ergab sich in zahlreichen solchen Versuchen, daß bei den von uns untersuchten Nachtvogelarten während elektrischer Reizung das vordere Linsenbild sich in der Regel überhaupt nicht merklich änderte; zuweilen schien es sich etwas zu verkleinern, aber um so geringe Beträge, daß ein sicheres Urteil kaum möglich war; dagegen ließ sich bei Hühnern unter gleichen Bedingungen regelmäßig und leicht ein deutliches, meist beträchtliches Kleinerwerden der vorderen Linsenbildchen feststellen. Auch am äquatorial eröffneten Auge fanden wir die akkommodative Wölbungszunahme der Linse bei den Nachtvögeln durchweg viel geringer als bei den Tagvögeln.

Digitized by Google

Die mitgeteilten Beobachtungen, durch die zum ersten Male der große Unterschied zwischen der Akkommodationsfähigkeit der Tag- und der Nachtvögel aufgedeckt wird, werfen auch neues Licht auf manche bisher unverständliche Untersuchungsergebnisse früherer Autoren, worauf hier nicht näher einzugehen ist.

Die Tatsache, daß bei Nachtvögeln die Akkommodationsfähigkeit nur so gering ist, kann wohl nur auf den ersten Blick befremdlich erscheinen. In erster Linie wird für die Entwicklung einer mehr oder weniger großen Akkommodationsbreite die Art der Nahrungsaufnahme maßgebend sein. Ich verdanke Herrn Prof. v. REICHENAU-Mainz, einem ausgezeichneten Kenner auf diesem Gebiete, die folgenden Mitteilungen über die Nahrungsaufnahme der Nachtvögel: „Bei der Beobachtung im Freien ist es oft sehr schwer, wenn nicht unmöglich, zu entscheiden, ob sich ein Nachtvogel bei seinen Räubereien durch das Gesicht oder durch das außerordentlich gut ausgebildete Ohr leiten läßt; im allgemeinen möchte ich mich bei Räubereien auf bedecktem Boden, Buschwerk etc. hinsichtlich der Eulen, deren Hauptnahrung kleine Nagetiere und Spitzmäuse ausmachen, rückhaltlos für das Gehör aussprechen. Alle Tagraubvögel und alle Eulen ergreifen die Beute nur mit dem Fuß, niemals mit dem Schnabel, den sie nur gelegentlich als Mithilfe beim Töten, meist aber nur zum Zerkleinern größerer Beutestücke gebrauchen. Die Eulen streichen niedrig dahin, kehren plötzlich im Fluge um und erhaschen die Maus im Grase, ich glaube, sie haben dieselbe gehört. Die gleiche Beobachtung hat mir ein anderer Fachzoologe gemacht."

Nach diesen Angaben bedürfen also die Nachtvögel nicht einer gleich ausgiebigen Akkommodationsbreite, wie die Körner pickenden Tagvögel (Hühner, Tauben). Ich zeigte früher, daß die Nachtvögel keiner sehr wesentlich ausgiebigeren Dunkeladaptation fähig sind als der Mensch, so daß sie bei der Dämmerung, während deren sie auf Raub ausgehen, kaum viel besser sehen dürften als wir. (Die Netzhautbilder sind infolge der weiteren Pupillen ceteris paribus etwas lichtstärker als bei uns.) Das relativ weniger große Bedürfnis nach scharfem Sehen beim Jagen in der Dämmerung und das Erfassen der Beute mit dem Fuße sind somit die Umstände, die die geringe Akkommodationsbreite der von uns untersuchten Nachtvögel verständlich machen.

Vom allgemein physiologischen Standpunkte erscheint die Tatsache interessant, daß ähnlich wie bei Säugern und Reptilien auch bei Vögeln die Fähigkeit der Gestaltsveränderung der Linse je nach der Lebensweise der Tierart sehr verschieden entwickelt und dieser aufs feinste angepaßt ist. Wir dürfen künftig nicht mehr, wie es bisher allgemein geschah, von der großen Akkommodationsbreite der Vögel schlechtweg sprechen.

Andererseits wissen wir aus den im ersten Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen, daß viele Nachtvögel bei Tage ein ausgezeichnet scharfes Sehvermögen besitzen; und so lehren unsere Versuche auch, zu wie beträchtlichen Irrtümern es führen kann, wenn man, wie dies noch in der letzten Zeit geschehen ist, aus der Akkommodationsfähigkeit eines Auges Schlüsse auf dessen Sehfähigkeit zieht; denn gerade die Nachtvögel zeigen uns, daß ein vortreffliches Sehvermögen durchaus nicht eine große Akkommodationsbreite bedingt und daß also eine geringe Akkommodationsbreite auch nicht auf relativ geringe Sehschärfe zu schließen gestattet.

Digitized by Google

Man hört nicht selten sagen, besonders die Raubvögel müßten eine besonders große Akkommodationsbreite haben, da sie, aus großer Höhe ein kleines Tier erblickend, rasch auf dieses stoßen. Aber der Umstand, daß diese Tiere auch auf so große Entfernung scharf sehen, ist nicht maßgebend für ihre Akkommodationsbreite; denn sie nehmen nur eine kaum nennenswerte Aenderung der dioptrischen Einstellung ihres Auges vor, während sie sich ihrer Beute z. B. von 200 oder 300 m auf 5—6 m nähern. Erst zum Sehen in größerer Nähe wird ein größerer Akkommodationsaufwand nötig, und es hat z. B. das Huhn, das kleine Körner pickt, aber auch in die Ferne gut sehen muß, eine größere Akkommodationsleistung aufzubringen, als der Adler, wenn er aus der Höhe auf viel größere Beute schießt und diese vielleicht nur mit den Krallen packt.

Ueber die Härte der Linse bei verschiedenen Tierarten lagen bisher keine Untersuchungen vor; man hatte, wie es scheint, angenommen, daß dieser Härte für eine Tierklasse eine bestimmte Durchschnittsgröße zukomme; so sagt RABL in seinem bekannten Linsenwerke, daß „die Linsen der Vögel noch weicher sind" als die der Reptilien. In so allgemeiner Fassung entspricht dies nicht den Tatsachen: Aus unseren Untersuchungen geht hervor, daß nicht die Tierklasse, sondern in erster Linie die Akkommodationsgröße jeder einzelnen Art für die mehr oder weniger große Weichheit ihrer Linse bestimmend ist, so daß in einer und derselben Klasse sehr verschieden weiche Linsen gefunden werden können. Die Akkommodationsgröße eines Tieres wird wesentlich bestimmt durch seine Bedürfnisse und Lebensgewohnheiten, und so lehren unsere Versuche die morphologisch wie physiologisch interessante Tatsache, daß die Lebensweise einer Tierart sich auch in der mehr oder weniger großen Härte der weder durch Gefäße noch durch Nerven mit dem übrigen Körper in Verbindung stehenden Linse bis zu einem gewissen Grade spiegelt.

Wir fanden unter den von uns untersuchten Reptilienlinsen die der Teichschildkröten am weichsten, die der meisten Nattern viel härter als jene. Aber selbst bei einander so nahestehenden Formen wie Würfelnatter und Ringelnatter ist die Linse verschieden hart, bei ersterer beträchtlich weicher als bei letzterer. Die Eidechsenlinsen sind weicher als die meisten Natterlinsen, aber deutlich härter als die der Teichschildkröte. Auch die meisten von uns untersuchten Vogellinsen, und zwar nicht nur jene der Nachtvögel, sondern auch die Hühnerlinsen, waren beträchtlich härter als die Schildkrötenlinsen, zum Teile sogar härter als die der Würfelnatter. Die Kormoranlinsen fand ich weicher als alle anderen Vogellinsen, und ähnlich weich wie jene der Schildkröte.

Bei den durch Ortsveränderung der Linse akkommodierenden Tieren (Amphibien, Fischen, Cephalopoden) sind die Linsen durchweg viel härter als bei den durch Formveränderung derselben akkommodierenden Sauropsiden und Säugern. —

Ringwulst. Auch die Frage nach der Bedeutung des Ringwulstes bringen unsere Untersuchungen der Lösung näher durch den Nachweis, daß der Ringwulst in der Tierreihe nur da auftritt, wo ein akkommodativer Druck auf die Linse und dadurch bedingte Wölbungsänderung derselben nachweisbar ist. Es ist danach wohl nicht zu bezweifeln, daß der auf das Sauropsidenauge beschränkte Ringwulst die Aufgabe hat, den von der Binnenmuskulatur des Auges auf die Linsenvorderfläche ausgeübten Druck in zweckmäßiger Form auf die

Digitized by Google

Linsenmasse selbst zu übertragen. Im Hinblicke auf unsere Ergebnisse ist von Interesse, daß schon H. MÜLLER auf Grund anatomischer Betrachtung meinte, es wäre „vielleicht daran zu denken, ob nicht die Kompression der Linse von seiten des Ciliarkörpers dadurch besonders für die Mitte der Linse wirksamer wird, daß sie am Rande zunächst jenen Ring trifft, dessen Fasern mit ihrer Achse in der Richtung des ausgeübten Druckes stehen, oder ob etwa die Elastizität der Linse durch jene Anordnung eine vollkommenere wird". Aehnlich äußerte sich auch RABL mit der Annahme, „daß der Ringwulst, indem er den Druck, der von den Ciliarfortsätzen auf die Linse ausgeübt wird, auf die Linsenfasermasse überträgt, bei den Gestaltsveränderungen der Linse während der Akkommodation eine wichtige Rolle spielt". Noch genügen unsere Kenntnisse nicht, um eine solche Auffassung im einzelnen durchführen zu können; mit Hilfe der hier entwickelten Methoden wird aber ein großer Teil der vorhandenen Lücken sich unschwer ausfüllen lassen.

RABL (1900) hat auf einen interessanten Zusammenhang zwischen Ringwulstgröße und Fluggeschwindigkeit bei den Vögeln aufmerksam gemacht: den größten Ringwulst haben die schnellfliegenden Schwalben, den kleinsten Gänse und Enten. Im großen und ganzen scheinen, soweit sich dies bisher übersehen läßt, auch Beziehungen zwischen Akkommodationsbreite und Ringwulstgröße zu bestehen: so ist dieser bei den Nachtvögeln, deren Akkommodationsbreite wir so gering gefunden haben, beträchtlich kleiner als bei den Hühnern (vgl. Fig. 24 a, p. 201). Aber die Akkommodationsbreite wird wohl kaum allein für die Ringwulstgröße bestimmend sein, denn wir finden z. B. bei der Teichschildkröte (nach RABL) einen verhältnismäßig kleineren Ringwulst, als bei den von uns untersuchten Sauriern, während die Akkommodationsbreite bei letzteren wohl nicht unbeträchtlich kleiner ist als bei ersteren.

Die Schlangen besitzen keinen Ringwulst, die Mehrzahl der Schlangen zeigt nur eine relativ wenig bedeutende Wölbungsvermehrung der Linse bei der Akkommodation, bisher mit einziger Ausnahme der Würfelnatter (s. o.). Ob bzw. wie die eigentümliche Bildung einer besonders hohen Epithelschicht um den vorderen Pol der Schlangenlinse funktionell mit den fraglichen Verhältnissen zusammenhängt, muß noch dahingestellt bleiben.

In der Regel tritt nach Oeffnen des Sauropsidenauges bald eine deutliche Trübung des Ringwulstes ein, während die übrige Linse noch klar bleiben kann. So findet man z. B. in solchen Augen, wenn sie ca. 1 Stunde in RINGERscher Lösung gelegen hatten, den Ringwulst gelegentlich schon graulich, fast undurchsichtig und scharf gegen die noch klare Linsenmasse selbst abgesetzt. Man überzeugt sich an solchen Präparaten leicht, daß auch der Ringwulst, ebenso wie der Ciliarkörper des Vogelauges, nicht überall gleiche Breite hat, sondern z. B. beim Huhne oben und hinten oben, da, wo die Ciliarfortsätze am stärksten entwickelt sind, nicht unbeträchtlich breiter ist als unten und vorn unten. Sehr ausgesprochen sieht man eine solche Ungleichmäßigkeit auch beim Falken; bei Nachtvögeln ist sie zwar deutlich, doch weniger auffällig. —

Pecten. Endlich sei noch des Pecten gedacht, jenes merkwürdigen Gebildes, dem wir in zahlreichen Sauropsidenaugen in sehr verschieden starker Ausbildung begegnen. Am stärksten ist er bei Vögeln entwickelt, wo er vom Sehnerven bzw. einer nach unten gerichteten

Digitized by Google

Stelle der Bulbushüllen aus verschieden weit in den Glaskörper ragend gefunden wird; besonders fällt sein großer Gefäßreichtum und seine starke Pigmentierung auf. Eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung ist bei den meisten Arten dadurch erreicht, daß das ganze Gebilde „Wellblechform" zeigt; beim Straußen stellt es sich als ebene Platte dar, die reich mit Querplatten besetzt ist (Sömmerring, Franz). Bei den Reptilien ist der Pecten im allgemeinen relativ weniger stark ausgebildet, vielfach, z. B. bei manchen Echsen, stellt er nur einen schwarzen konischen Zapfen dar, der vom Sehnervenkopfe mehr oder weniger weit in den Glaskörper ragt; bei anderen Reptilien, z. B. den Schildkröten, fehlt er vollständig.

Ueber die Funktion des Pecten gehen die Meinungen weit auseinander. Treviranus (1828) hatte gemeint, er habe die Aufgabe, die Linse nach vorn zu bewegen, Leuckart betrachtete (1876) ihn als Ernährungsorgan, Schleich schrieb ihm (1896) die Aufgabe zu, das monokulare und das binokulare Gesichtsfeld voneinander abzugrenzen, Ziem (1891) glaubte in ihm eine Art von Blende sehen zu können, die sich hinter der Pupille aufrolle, Rabl (1900) vermutete wegen seines großen Gefäßreichtums, er könne (ähnlich wie nach Rabls Meinung die Ciliarfortsätze) ein Regulator des intraokularen Druckes sein. Er weist darauf hin, daß der Pecten sich gerade bei jenen Tieren finde, „welche sich durch eine besonders schnelle Akkommodation auszeichnen und bei welchen in Zusammenhang damit der Ciliarmuskel aus quergestreiften Fasern besteht, also bei den Reptilien und Vögeln". Unter den Sauriern fand er ihn von besonderer Größe beim Scheltopusik und beim Chamäleon, bei welchen auch der Ringwulst der Linse am stärksten entwickelt ist. Demgegenüber möchte ich aber darauf hinweisen, daß bei den so außerordentlich stark akkommodierenden Schildkröten kein Pecten vorhanden ist, wohl aber bei den verhältnismäßig schwach akkommodierenden Nachtvögeln.

Im Hinblicke auf Rabls Vermutung untersuchte Abelsdorff (1910) mit dem Augenspiegel den Kamm bei elektrischer Reizung des lebenden, uneröffneten Auges, konnte aber „trotz der ophthalmoskopischen Vergrößerung bei zahlreichen Versuchen niemals die geringste Bewegung des Pecten nachweisen".

Franz (1908) betrachtet den Pecten des Vogelauges nicht, wie die meisten anderen Forscher, als ein Derivat der Aderhaut, vielmehr, da er mit Ausnahme seiner aus der Arteria ophthalmica stammenden Gefäße nur aus nervösem Gewebe bestehe, als ein Derivat des Sehnerven; ähnlich hatte schon Parreidt (1901) den Kamm genetisch von der Netzhaut abgeleitet. Franz beschreibt auf der Oberfläche des Pecten Sinneshaare und Sinneskölbchen und nimmt an, er bilde ein Sinnesorgan, das zur Perzeption intraokularer Druckschwankungen diene, die beim Akkommodieren durch die Bewegungen der Linse entstünden, „dem Vogel kommt dadurch wahrscheinlich die Entfernung des gesehenen Objektes schärfer zum Bewußtsein". Gegen diese Franzsche Auffassung hat sich kürzlich Blochmann (1911) gewendet; er zeigte in einer mit E. v. Husen angestellten Untersuchung, daß der Pecten „kein Sinnesorgan, ja überhaupt keine nervöse Elemente enthält" und lediglich eine Blutgefäße führende Gliawucherung sei.

In ausgezeichneten Untersuchungen wiesen Abelsdorff und Wessely (1909) nach, daß der große Gefäßreichtum des Pecten jedenfalls im wesentlichen mit seiner Bedeutung für die Ernährung des Glaskörpers zusammenhängt; dies kommt unter anderem darin

Digitized by Google

zum Ausdrucke, daß nach Ausreißen der Ciliarfortsätze der Pecten enorm hypertrophiert; doch kann er nicht die einzige Quelle des Glaskörpers sein, ja es mag der Aderhaut sogar die bedeutendere Rolle bei der Bildung des Glaskörpers zukommen, denn die beiden Autoren konnten durch Exstirpation des Pecten dessen relative Entbehrlichkeit nachweisen. Ob ihm neben dieser nutritiven auch eine optische Funktion zukommt, ist noch unentschieden.

Während es bisher als feststehend galt, daß der Pecten nur bei Sauropsiden vorkomme, gab neuerdings JOHNSON (1909) an, auch unter den Säugern bei der gesamten Familie der Aguti (Nager) einen von der Papille in den Glaskörper ragenden Pigmentkegel gefunden zu haben.

Die Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte zeigt in der Wirbeltierreihe höchst interessante Verhältnisse, von welchen die wichtigsten in Kürze erwähnt seien.

Bei den Fischen ist diese Verbindung sehr ausgiebig, indem die Linse ja vielfach nicht einmal das ganze Pupillargebiet einnimmt, vielmehr in dessen nasalem Abschnitte einen „aphakischen Raum" freiläßt (s. S. 173). Bei den Amphibien war schon nach dem von mir nachgewiesenen Akkommodationsmechanismus wie auch nach den ganzen anatomischen Verhältnissen eine solche offene Verbindung gleichfalls anzunehmen; die nach hinten vorragenden polsterartigen Knöpfchen auf der Irishinterfläche erleichtern offenbar die Erhaltung derselben. Auch bei den meisten bisher untersuchten Säugeraugen besteht wohl eine offene Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte, für das Menschenauge konnte ich eine solche dartun durch den Nachweis, daß bei starkem Akkommodieren die Linse der Schwere nach heruntersinkt und bei Augenbewegungen schlottert, was einen stets gleich großen Druck in beiden Abschnitten zur Voraussetzung hat. Auch zahlreiche physiologische Experimente über die Verteilung injizierter Flüssigkeiten zeigen das Vorhandensein einer solchen offenen Verbindung durch die Spalträume zwischen Ciliarfortsätzen bzw. Iris und Linse im Säugerauge an.

Das Sauropsidenauge unterscheidet sich von dem der übrigen Wirbeltierklassen dadurch, daß bei ihm der Ciliarring mit der Linse innig verbunden ist und außerdem bei der Akkommodation die Iris fest an die peripheren Teile der Linsenvorderfläche gepreßt wird. Es schien mir danach wünschenswert, zu untersuchen, ob auch hier eine Verbindung zwischen Vorderkammer- und Glaskörperraum besteht, wie sie bei allen anderen Wirbeltierklassen leicht nachweisbar ist. Durch das akkommodative Vorrücken der Linsenvorderfläche muß, wenigstens bei den stark akkommodierenden Tagvögeln, eine merkliche Volumsverkleinerung des Vorderkammerraumes erfolgen; es war von Interesse, nach etwaigen Einrichtungen zum Ausgleiche dieser Volumsschwankungen zu suchen. Zu dem Zwecke spritzte ich (1912) kleine Mengen Fluoresceïn in die Vorderkammer von Tagvögeln und fand bei allen, daß dieses an der gerade nach unten gerichteten, dem Pecten gegenüber liegenden Stelle des Ciliarringes, etwa in der Mitte seiner Breite, nach hinten austritt. Der Versuch gelingt ebensowohl bei Einspritzen ins uneröffnete frisch enukleierte Auge, als auch dann, wenn man dieses zuerst äquatorial halbiert und danach Fluoresceïn in die vordere Kammer bringt. Die genaue Betrachtung der betreffenden Stelle des

Digitized by Google

Ciliarringes läßt bei allen Tagvögeln kleine Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Ciliarfalten erkennen, die bei verschiedenen Arten verschieden, oft nur unbedeutend sind, aber niemals fehlen. Ich habe an anderer Stelle die wichtigsten hierhergehörigen anatomischen Tatsachen geschildert.

Daß eine so wichtige Bildung bisher ganz übersehen werden konnte, liegt wohl zum größten Teile an den seit EXNER und BEER allgemein herrschenden irrigen Anschauungen über den Akkommodationsvorgang im Sauropsidenauge. Von anatomischer Seite war die erwähnte Unregelmäßigkeit in der Anordnung der nach unten gerichteten Ciliarfortsätze bei einzelnen Vogelarten von LIEBERKÜHN (1879) und von NUSSBAUM (1901) gesehen, aber fälschlich als eine Art von Mißbildung (Kolobom) ohne physiologisches Interesse aufgefaßt worden.

Bei Nachtvögeln konnte ich bisher die geschilderte, von mir bei allen Tagvögeln gefundene Bildung noch nicht nachweisen; doch erstrecken sich meine Versuche erst auf eine kleine Zahl von Tieren, so daß ich mir ein endgültiges Urteil vorbehalte. Sollte sich bestätigen, daß hier die fragliche Verbindung nicht vorhanden ist, so wäre an folgende Möglichkeit zu denken: Da, wie ich früher (gemeinsam mit F. FISCHER) zeigte, die Nachtvögel eine verhältnismäßig geringe Akkommodationsbreite haben, könnten die akkommodativen Volumsschwankungen der Vorderkammer hier so unbedeutend sein, daß jene Verbindung nach rückwärts nicht erforderlich wäre. Auch anatomisch konnte ich an der nach unten gelegenen Stelle des Ciliarringes bei Nachtvögeln nichts von jener bei Tagvögeln leicht nachweisbaren Bildung finden.

Bei der weitgehenden Uebereinstimmung des Akkommodationsmechanismus bei Vögeln und Reptilien lag es nahe, auch bei letzteren entsprechende Untersuchungen über die Kommunikation zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte anzustellen. Die Beobachtungen sind hier infolge der Kleinheit der meisten für mich in Betracht kommenden Reptilienaugen wesentlich schwieriger als z. B. beim Huhn. Bei Schildkröten, die ich bisher vorwiegend untersuchte, erfolgte nach Einführen feinster Kanülen in die vordere Kammer äquatorial halbierter Augen bei mäßigem Drucke starke Vertiefung der Kammer durch Zurückweichen von Iris und Linse, doch trat nie Fluoresceïn wie beim Tagvogel durch eine vorgebildete Lücke im Ciliarkörper nach rückwärts. Bei wesentlicher Erhöhung des Spritzendruckes zerriß das Gewebe des Ciliarringes an irgendeiner Stelle, und das Fluoresceïn ergoß sich jetzt unregelmäßig über die dahinter gelegenen Partien. Ich kann bisher noch nicht mit Bestimmtheit angeben, in welcher Weise im Schildkrötenauge die akkommodativen Volumsänderungen der vorderen Kammer ausgeglichen werden, und ob dazu vielleicht die Verschiebungen der Flüssigkeit nach dem Aderhautraume hin genügen, die hier in ähnlicher Weise erfolgen können, wie ich es für das Vogelauge nachgewiesen habe: hier wie dort ist die Iriswurzel nicht, wie im Säugerauge, mit den Bulbushüllen innig verbunden, so daß der Vorderkammerraum in der Nähe des Kammerwinkels mit dem zwischen Sclera und Netzhaut gelegenen Aderhautraume in offener Verbindung steht. (Ueber die morphologischen Eigentümlichkeiten des Ciliarringes der Schildkröte vgl. p. 246).

Digitized by Google

E. Säuger.

Die anatomischen Verhältnisse im Säugerauge unterscheiden sich für die bisher untersuchten Arten von jenen bei den Sauropsiden in charakteristischer Weise dadurch, daß die Ciliarfortsätze bei den meisten Säugern nicht in so inniger Verbindung mit der Linse stehen wie dort, ja vielfach, wie beim Affen und Menschen, durch einen mehr oder weniger großen Zwischenraum vom Linsenrande getrennt sind. In dieser Beziehung unterscheidet sich also das Säugerauge anatomisch vom Amphibienauge weniger, als vom Sauropsidenauge. Dagegen ist ein fundamentaler Unterschied zwischen beiden darin gegeben, daß bei den Amphibien die Akkommodation durch Ortsänderung der Linse erfolgt, beim Säuger aber durch Wölbungsänderung, wesentlich ihrer Vorderfläche. Dies geschieht aber nicht, wie bei Reptilien und Vögeln, durch Druck der Binnenmuskeln auf die Linse, sondern, wie zuerst HELMHOLTZ zeigte, durch Entspannung der bei Akkommodationsruhe mehr gespannten Zonulafasern.

Zur Beobachtung eignet sich das Affenauge gut, da unter den für ausgedehntere Untersuchungen vorwiegend in Betracht kommenden Säugerarten hier der Umfang der akkommodativen Aenderungen beträchtlich und von ähnlicher Größe ist, wie beim Menschen; er betrug bei den von mir (gemeinsam mit HEINE) untersuchten Exemplaren 8 bis 10 Dioptrien oder mehr, was also der Einstellung eines normalsichtigen Auges auf 10—12 cm Abstand entspricht, während z. B. bei jungen Hunden (auch bei einem jungen Wolfe) elektrische Reizung des Ganglion ciliare nur eine Refraktionszunahme um 1—2,5 Dioptrien, lokale elektrische Reizung am Aequator des Auges in einigen Fällen etwas größere Refraktionszunahme zur Folge hatte. Bei Katzen betrug die Refraktionszunahme in der Regel nicht mehr als 2,0 Dioptrien, bei Kaninchen fanden wir keine sicher nachweisbare Refraktionserhöhung bei Reizung, PRIESTLEY SMITH (1898) sah hier eine solche bis zu 4 Dioptrien.

Zur Untersuchung des Akkommodationsvorganges sind auch für das Säugerauge die von mir entwickelten Methoden der Beobachtung des überlebenden, äquatorial halbierten Auges von rückwärts bei starkem auffallenden Lichte den früher benützten weit überlegen, da sie auch hier gestatten, alle wesentlichen akkommodativen Aenderungen direkt wahrzunehmen und zu verfolgen.

Es gelingt am uneröffneten Affenauge leicht, einen Sektor der Sclera vom Aequator nach vorn so wegzupräparieren, daß die Aderhaut in der Gegend des Ciliarmuskels, ja auch dieser selbst frei zutage liegt, und auch hier kann man noch während mehr als 20 Minuten nach der Enukleation bei faradischer Reizung die Kontraktion des Muskels selbst und das dadurch bedingte Vorrücken der ihm nach hinten anliegenden Aderhautpartien leicht beobachten. Selbst wenn durch einen vom Aequator nach vorn gerichteten Schnitt Aderhaut und Netzhaut ganz durchtrennt sind und der Glaskörper frei zutage liegt, der nun zwischen die Schnittränder tritt, kann man bei Reizung ausgiebiges Vorrücken der vorderen Aderhautabschnitte wahrnehmen, wie es am uneröffneten Hundeauge HENSEN und VÖLCKERS (1868) mittels durch die Augenhüllen gestochener Nadeln festgestellt hatten, deren äußeres Ende bei elektrischer Reizung sich nach hinten bewegte.

Digitized by Google

Untersucht man nach äquatorialer Halbierung und Entfernung des hinteren Abschnittes die vordere Hälfte eines eben enukleierten Affenauges bei starkem auffallenden Lichte von der Glaskörperseite her, so sieht man leicht, daß schon im ruhenden Auge die Ciliarfortsätze vor dem Linsenäquator liegen, und daß sie, wie ich schon früher gelegentlich meiner Untersuchungen am Menschenauge betonte, bei Reizung nach vorn und gegen die Augenachse vorrücken. Es ist mir neuerdings wiederholt möglich gewesen, im wesentlichen die gleichen Veränderungen an überlebenden, (wegen Aderhauttumoren) frisch enukleierten Menschenaugen festzustellen. Diese Versuche bestätigen und erweitern die Befunde, die ich früher bei physiologischer Beobachtung am lebenden Menschenauge erhoben und den von mir vertretenen Anschauungen über den Akkommodationsvorgang zugrunde gelegt habe.

Die akkommodativen Aenderungen bei den meisten anderen Säugern, soweit sie bis jetzt bekannt sind, unterscheiden sich von jenen beim Affen und Menschen nur dem Grade, nicht der Art nach; sie sind der meist wesentlich geringeren Akkommodationsbreite entsprechend weniger ausgiebig und weniger leicht zu verfolgen.

Es wird bekanntlich noch immer hier und da versucht, die Schön-Tscherning-schen Ansichten über den Akkommodationsvorgang zu verteidigen, wonach der Ciliarkörper bei Kontraktion des Muskels nach rückwärts verschoben und die Zonula dadurch stärker gespannt werden soll. Die von mir entwickelten Methoden gestatten, wie wir sahen, die physiologischen Vorgänge, die Muskelzusammenziehung und die Verlagerung der anliegenden Aderhautpartien nach vorn hin auch am Affen- und Menschenauge leicht zur Ansicht zu bringen und so durch direkte Beobachtung aufs neue die Unhaltbarkeit jener Hypothesen darzutun. —

Nachdem unsere Untersuchungen einen tiefgreifenden prinzipiellen Unterschied zwischen der Vogel- und der Säugerakkommodation ergeben hatten, schien es mir von Interesse, zu ermitteln, ob schon bei den niedersten bekannten Säugern das für die höheren charakteristische Verhalten des Akkommodationsapparates bestehe, oder ob, wie in manchen anderen Beziehungen, so vielleicht auch hier sich ähnliche physiologische Verhältnisse wie bei Vögeln nachweisen lassen. Ich untersuchte eine junge *Echidna* von ca. 70 cm Länge. Bei Beobachtung der vorderen Hälfte des frisch enukleierten äquatorial halbierten Auges von rückwärts sieht man die einzelnen Ciliarfortsätze, die dichte Knäuel bilden und mit ihren Kuppen nicht bis zum Linsenrande reichen, vielmehr durch einen nicht unbeträchtlichen Zwischenraum von diesem getrennt sind. Bei elektrischer Reizung verengt sich die Pupille ziemlich langsam, die Ciliarfortsätze rücken deutlich, aber nur wenig vor; Verkleinerung des vorderen Linsenbildchens ist nicht sicher nachzuweisen; die Akkommodationsbreite des Tieres ist offenbar nur unbedeutend, was seiner vorwiegend nächtlichen Lebensweise entsprechen dürfte.

Der Mechanismus der Akkommodation zeigt also bei *Echidna* ebenso wie das anatomische Verhalten schon die für die höheren Säuger charakteristischen Eigentümlichkeiten und ist von jenem im Vogelauge grundverschieden. —

Nach meinen Beobachtungen über die Akkommodation des Kormoranauges war es von Interesse, zu erfahren, ob auch unter den Säugern bei jenen Arten, die in Luft und unter Wasser gut zu sehen

Digitized by Google

genötigt sind, sich Einrichtungen für eine besonders große Akkommodationsbreite finden. Ich begann mit Versuchen an Fischottern (1911); leider ist diese in Deutschland so selten geworden, daß ich trotz vieler Bemühungen bisher nur zwei lebende Tiere erhalten konnte. Von meinen Ergebnissen sind folgende von allgemeinerem Interesse.

Die Augen der Fischotter zeigen in Luft skiaskopisch emmetropische oder leicht hypermetropische Refraktion; Versuche, die akkommodative Refraktionserhöhung zu bestimmen, scheiterten daran, daß die Pupille bei Reizung sich fast vollständig schloß, so daß jetzt trotz des Tapetum nicht einmal ein heller Reflex wahrnehmbar war. Die Ciliarfortsätze zeigen nicht im ganzen Umkreise gleich starke Entwicklung; die nach hinten gelegenen sind stärker, etwas länger und ungleichmäßiger, die nach vorn gelegenen mehr keulenförmig und ohne solche Ungleichmäßigkeiten wie die hinteren; bei Reizung rücken sie von allen Seiten an den Linsenrand heran, die Pupille wird eng.

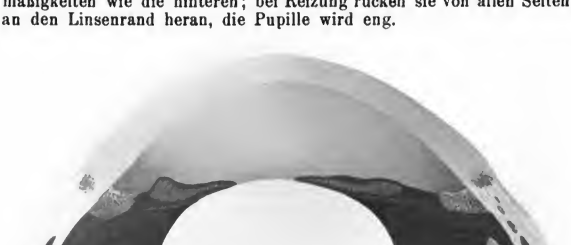


Fig. 43. Schnitt durch die vordere Hälfte des Fischotterauges; man sieht die enorme Entwicklung der Irismuskeln, die reichliche Balkenbildung im Kammerwinkel und die eigentümlichen Höhlen im vorderen Scleralabschnitte [s. Text].

Veränderungen der Linse sind wiederum wesentlich an deren Vorderfläche wahrnehmbar und mit Hilfe der vorderen Linsenbildchen in der oben (p. 256) geschilderten Weise leicht zu verfolgen. Meine Beobachtungen weisen darauf hin, daß die Gestaltsveränderungen der Linsenvorderfläche hier mindestens zum Teile durch Druck der starken Irismuskeln auf die Linse zustande kommen; jedenfalls können ausgiebige Wölbungsänderungen der Vorderfläche am eröffneten Auge erfolgen, auch ohne daß die Ciliarfortsätze sich der Linse merklich nähern.

An den fixierten und horizontal halbierten Fischotteraugen (vgl. Fig. 43) fällt vor allem die verhältnismäßig enorme Dicke der Iris auf, die in erster Linie durch mächtige Ausbildung zirkulärer Muskelfasern, daneben auch durch einen kräftigen Dilatator bedingt ist. (Der starke Dilatator der Fischotter wurde zuerst von Koganei [1885] und von H. Virchow [1898] gesehen. Stock gibt [1902] eine zutreffende Beschreibung und Abbildung beider Irismuskeln.) Der Sphincter erscheint auf dem Schnitte durch feine bindegewebige Septen in mehrere Fächer geteilt, die, zum Teile ca. $^1/_2$ mm stark, vom pupillaren bis zum ciliaren Rande der Iris sichtbar sind. Die

Digitized by Google

Vorderfläche der Iris zeigt in den mittleren Teilen eine seichte, nicht allenthalben gleich deutliche zirkuläre Einsenkung, durch die jene Muskelbündel in eine pupillare und eine von dieser nicht scharf getrennte ciliare Hälfte geteilt werden. Nahe der Iriswurzel sieht man den pigmentierten, ziemlich kräftigen Ciliarmuskel und das stark entwickelte, unregelmäßig fächerförmig ausstrahlende Ligamentum pectinatum. Die Iris ist vom Ciliarkörper weniger scharf gesondert und an ihrer Wurzel weniger innig mit der Sclera verbunden, als wir es bei den meisten anderen Säugern zu sehen gewohnt sind. Die Sclera ist an und dicht hinter dem Ciliarkörper durch einen ansehnlichen, an mehreren Stellen von feinen sehnigen Streifen durchzogenen Hohlraum in eine äußere und eine innere Lamelle gespalten. Während die äußere Scleralamelle derb und fest ist, erscheint die viel dünnere innere so weich und nachgiebig, daß sie z. B. durch leises Berühren mit einem Sondenknopfe leicht nach innen oder außen bewegt werden kann; dadurch werden offenbar größere Verschiebungen der mit dieser Lamelle in Zusammenhang stehenden Teile des Ciliarkörpers, wie sie für ausgiebigere Akkommodation erforderlich sind, wesentlich erleichtert.

Im Hinblicke auf die geschilderten Eigentümlichkeiten des Akkommodationsmechanismus war es von Interesse, zu untersuchen, ob auch hier, wie bei den anderen von mir untersuchten Säugern, die Akkommodation ohne Einfluß auf den intraokularen Druck ist; derartige mikromanometrische Versuche konnte ich bisher erst an zwei Augen anstellen, in keinem war bei Reizung Drucksteigerung wahrzunehmen; doch behalte ich mir auch hier noch weitere Untersuchungen vor.

Schon durch die bisher mitgeteilten Tatsachen lernen wir einen interessanten Mechanismus im Fischotterauge kennen, durch welchen auf Grundlage der für das Säugerauge geltenden anatomischen und physiologischen Verhältnisse umfangreichere akkommodative Aenderungen ermöglicht sind, die auch hier, ebenso wie bei Taucher-vögeln, durch das Bedürfnis bedingt erscheinen, in Luft und unter Wasser deutlich zu sehen. Das Mittel besteht in einer enormen Entwicklung der Irismuskulatur, die hier, anders als bei den meisten anderen bisher untersuchten Säugern, offenbar zu einem mehr oder weniger großen Teile die Gestaltsveränderungen der Linse herbeizuführen hilft. Die Art, in welcher die Irismuskulatur am Zustandekommen der Wölbungsänderungen der Linse mitwirkt, ist aber bei der Fischotter eine wesentlich andere als bei den Sauropsiden. —

Die anatomischen Verhältnisse des Ciliarringes zeigen bei verschiedenen Säugern große Verschiedenheiten, auf die hier nicht einzugehen ist. Von dem eigentümlichen Verhalten des Kammerwinkels und der Ciliarfortsätze beim Seehund kann Abbild. 2 auf Taf. III (nach einem Sagittalschnitte durch die peripheren Bulbuspartien) eine Vorstellung geben; die FONTANAschen Räume zeigen hier ein ungemein dichtes, schwammartiges, pigmentiertes Balkenwerk, die Ciliarfortsätze reichen als nicht gefältelte, bandartige Gebilde bis zur Linsenoberfläche.

F. Wirbellose.

1. Cephalopoden.

Die einzigen Wirbellosen, bei welchen bisher akkommodative Aenderungen sicher nachgewiesen und genauer untersucht wurden, sind die Cephalopoden.

Seit der Mitteilung von BEER, der (1897) zum ersten Male die einschlägigen Fragen experimentell in Angriff nahm, galt allgemein als feststehend, daß die Augen der Kopffüßer bei Akkommodationsruhe mehr oder weniger kurzsichtig seien und durch negative Akkommodation — Annäherung der Linse an die Netzhaut — aktiv für die

Digitized by Google

Ferne einstellten; HEINE (1908) nahm eine doppelsinnige Akkommodation — Mehrung und Minderung der angeblich myopischen Refraktion des ruhenden Auges — an. Die Myopie sollte nach BEER bei verschiedenen Arten etwa 2—10 Dioptrien betragen. Vor BEER hatte man sich auf theoretische Erwägungen über den möglichen Akkommodationsmechanismus der Cephalopoden beschränkt; LANGER, der (1850) den Akkommodationsmuskel entdeckte, glaubte ihn mit dem BRÜCKEschen Tensor chorioideae des Wirbeltierauges identifizieren zu können und nahm an, daß beim Akkommodieren die Entfernung der Linse von der Netzhaut vergrößert werde.

Bei äquatorialer Eröffnung des Cephalopodenauges fließt der wie Wasser dünnflüssige „Glaskörper“ [1]) so gut wie vollständig aus. Die Augenhüllen selbst sind so weich und dünn, daß sie sofort zusammenfallen. Um einen genügenden Ueberblick über den vorderen Abschnitt zu bekommen, fand ich es am zweckmäßigsten, die Hüllen an mehreren Stellen radiär einzuschneiden, worauf die einzelnen Zipfel sich leicht zurückschlagen und glatt ausbreiten lassen.

Der vordere Abschnitt des Cephalopodenauges, von rückwärts betrachtet, zeigt am gehärteten Präparate das folgende Bild: In der Mitte sieht man die runde, harte und einer hier in Betracht kommenden Gestaltveränderung nicht fähige Linse, die im frischen Zustande für unsere Zwecke genügend genau als angenähert kugelig bezeichnet werden kann. An den etwa dem Aequator der Linse entsprechenden Stellen ist mit ihr ein bandförmiges Gebilde von überall angenähert gleicher Breite fest verbunden, das regelmäßige radiäre Streifung zeigt; wir wollen es kurz als ciliaren Ring bezeichnen. Peripherwärts von ihm treffen wir bei allen Cephalopoden auf einen zweiten, zu dem ersten im großen und ganzen angenähert konzentrischen Ring, der aber zum Unterschiede von jenem nicht überall gleiche Breite hat. Er ist durch wesentlich dunkler braune, bei Sepien fast schwarze Farbe ausgezeichnet und sowohl ciliarwärts wie netzhautwärts scharf begrenzt. Oben und unten ist er am schmälsten, vorn und hinten meist um mehr als die Hälfte breiter; wir bezeichnen ihn im folgenden kurz als Muskelring. Fig. 44a zeigt die einschlägigen Verhältnisse auf dem Schnitte.

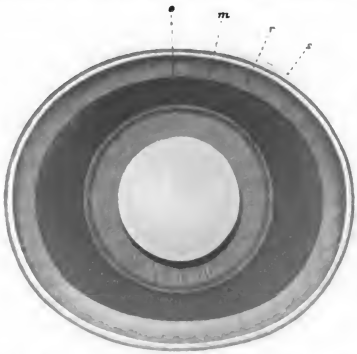


Fig. 44. Vorderer Abschnitt eines *Octopus*-Auges, von rückwärts gesehen. *c* Ciliarring, *m* Muskelring, *r* Retina, *s* Sclera.

Wird eine solche vordere Augenhälfte frisch mit faradischen Strömen gereizt, so sieht man Veränderungen ausschließlich ent-

[1]) Hier wie im folgenden benutze ich der Kürze halber die Bezeichnungen für die entsprechenden Gebilde des Wirbeltierauges, betone aber ausdrücklich, daß es sich beim Kopffüßer nicht um jene homologen Bildungen handelt.

Digitized by Google

sprechend dem Muskelringe auftreten. Damit soll nicht gesagt sein, daß der Muskel streng auf diesen Bezirk beschränkt sein müsse, wenn mir dies auch wahrscheinlich ist; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß kontraktile Elemente auch noch eine kleine Strecke weit über die dem dunklen Pigmente entsprechenden Gewebspartien hinausreichen; für unsere nächsten Aufgaben ist dies unwesentlich.

Der Muskelring wird bei Reizung beträchtlich schmäler, im allgemeinen um so schmäler, je stärker der Strom ist; an der pigmentierten Oberfläche treten zahlreiche tiefe, konzentrische Falten auf. Die Abnahme der Breite des ruhenden Ringes bei Reizung ist gerade nach vorn und gerade nach hinten am stärksten. Bei einem *Octopus* konnten durch Kontraktion des Ciliarmuskels der vorderste und der hinterste Punkt des Muskelringes einander um ca. 4 mm genähert werden.

Während bei den Wirbeltieren der Ciliarmuskel an der inneren Oberfläche der Augenhüllen liegt und letztere kontinuierlich über ihn wegziehen, bildet bei den Cephalopoden die kontraktile Masse einen Teil der Augenhüllen selbst.

Fig. 44a. Schnitt durch die vordere Hälfte eines *Octopus*-Auges (Vergr. 5:1). *i* Iris, *k* Knorpel, *c* Ciliarring, *m* Muskelring, *r* Retina.

v. Pflugk (1910) glaubt mit seiner Gefriermethode vom Corpus epitheliale (= Ciliarring) „verschiedene Kontraktionsstadien" nachgewiesen zu haben, und ist deshalb geneigt, diesem eine gewisse Rolle bei der Akkommodation zuzusprechen; vielleicht stelle es selbst den Akkommodationsmuskel dar, „und der bisher als solcher angesprochene Muskel ist nur eine Druckregulierungsvorrichtung für intra- und extrabulbäre Druckschwankungen". Sollten sich v. Pflugks Angaben über akkommodative Aenderungen am Corpus epitheliale bestätigen, so erklären sie sich vielleicht aus der von mir schon früher angedeuteten Möglichkeit bezüglich der Ausbreitung der kontraktilen Elemente (s. o.); für seine Vermutung über die Rolle des bisher als Akkommodationsmuskel angesprochenen Muskels führt v. Pflugk keine Gründe an. Welchen Wert die Regulierung extrabulbärer Druckschwankungen haben kann, ist nicht ersichtlich.

Man kann leicht nach Abtragen der Iris ohne Eröffnung des Glaskörperraumes den Ciliarmuskel von außen zur Ansicht bringen; auch die Kontraktionen des Muskels bei elektrischer Reizung oder

Digitized by Google

nach Aufträufeln von Nikotin oder Muskarin (s. u.) lassen sich an solchen nicht eröffneten Augen aufs beste wahrnehmen; die dem Muskel entsprechende ringförmige Partie der Augenhüllen wird bei der Akkommodation deutlich verkleinert. Es ist also anatomisch nicht zutreffend, wenn man diesen Muskel einen Binnenmuskel genannt hat; ebenso läßt seine Funktion sich nicht mit jener der wirklichen Binnenmuskeln der Wirbeltieraugen vergleichen (s. u.).

Beobachtungen über die Akkommodation der Cephalopoden waren bisher nur am enukleierten Auge vorgenommen worden; gibt doch Heine an, daß nur an solchen Augen die Untersuchung möglich sei. Bei meinen Versuchen (1909) erkannte ich bald die Unmöglichkeit, durch Beobachtungen am enukleierten Auge brauchbare Resultate zu bekommen: infolge der großen Weichheit der Augenhüllen lassen sich, auch wenn das Auge unter Wasser auf Elektroden gelegt wird, so geringe Deformierungen, wie sie hier schon von ausschlaggebender Bedeutung werden können, nicht genügend sicher vermeiden. Daher entwickelte ich zwei neue Methoden, um die Akkommodation an dem in seiner normalen Lage und Umgebung befindlichen, fast oder ganz unberührt gelassenen Auge zu studieren.

Um den ersten Weg gehen zu können, mußte ich zunächst den Ciliarmuskel vom toxikologischen Standpunkte untersuchen, worüber bisher keine Beobachtungen vorlagen. Unter den von mir untersuchten Giften kommt in erster Linie dem Nikotin starke Wirkung auf die Cephalopodeniris zu, deren Dilatator durch dasselbe in Krampf versetzt wird, während es auf den Sphincter anscheinend ohne Wirkung ist. Die elektrische Erregbarkeit des einer Reihe von Giften gegenüber anscheinend sehr widerstandsfähigen Sphincter pupillae erlischt bei Einwirkung von Curare verhältnismäßig bald. Entsprechende toxikologische Untersuchungen des Ciliarmuskels ergaben folgendes: Atropin und Nikotin (ebenso Muskarin) wirken im Cephalopodenauge, ganz wie im Säugerauge, zunächst nicht auf den Ciliarmuskel selbst, sondern nur auf seine Nervenendigungen. Wie bei uns wird auch hier durch Atropin die Fähigkeit zu willkürlicher Innervation der Akkommodation aufgehoben, während die direkte Erregbarkeit des Muskels selbst lange erhalten bleibt; ebenso vermag Nikotin bzw. Muskarin Ciliarmuskelkrampf nur dann hervorzurufen, wenn der nervöse Apparat intakt und nicht etwa durch Absterben oder Atropinisieren funktionsunfähig geworden ist. Versuche mit 0,2-proz. Curarelösung ergaben mir übereinstimmend, daß in dieser meist schon nach 15 Minuten die Erregbarkeit der Ciliarmuskeln frisch enukleierter Augen auch für starke elektrische Ströme mehr oder weniger vollständig erloschen war.

Diese neuen Befunde gaben mir die Möglichkeit, im Cephalopodenauge ganz so wie im Menschenauge den Ciliarmuskel zu lähmen oder in Krampf zu versetzen. Dies war stets möglich, ohne das Auge zu enukleieren, vielfach gelang mir die Beobachtung am lebenden Tiere sogar, ohne daß ich den geringsten Eingriff am Auge selbst vornahm.

Meine nächste Aufgabe war die Ermittlung der normalen Refraktion des ruhenden Cephalopodenauges. Auch hier widersprechen meine Ergebnisse den herrschenden Anschauungen.

Meine skiaskopischen Refraktionsbestimmungen an verschiedenen Cephalopodenarten zeigten übereinstimmend, daß die Refraktion des

Digitized by Google

normalen ruhenden Cephalopodenauges niemals Myopie, wie BEER und HEINE angeben, sondern stets Emmetropie oder mäßige Hypermetropie ist. Daß diese bei zahlreichen frischen, unberührten Tieren gefundene Refraktion tatsächlich dem Ruhezustande des Auges entspricht, war mit Hilfe von Atropin oder Curare leicht nachzuweisen: die vorher gefundene Hypermetropie blieb nach Vergiftung der Tiere mit diesen Mitteln entweder unverändert oder nahm etwas zu.

Bei einigen Cephalopoden machte ich eine Iridektomie bzw. Iridotomie und konnte dann leicht den Einfluß künstlich erzeugten Akkommodationskrampfes auf die Refraktion verfolgen: Aufträufeln eines Tropfens Nikotin oder Muskarin verwandelt die vorher emmetropische oder leicht hypermetropische Refraktion des Cephalopodenauges in kürzester Zeit in eine Myopie von 12—14 oder noch mehr Dioptrien.

Um zu zeigen, daß auch ohne den kleinsten Eingriff, wie die Iridektomie in den vorhergehenden Fällen, an den völlig unberührt gelassenen Augen jene Krampfgifte die emmetropische Refraktion in hohe Myopie verwandeln, brachte ich einige Exemplare von *Sepia elegans* und von *Sepiola Rondelettii*, deren Emmetropie ich skiaskopisch ohne Eingriff festgestellt hatte, in toto in eine $^1/_4$—$^1/_2$-proz. Lösung von Nikotin in Seewasser: nach wenigen Minuten ergab die Skiaskopie 12—14 Dioptrien Myopie.

In weiteren Versuchen ermittelte ich die Beziehungen zwischen Akkommodation und Zentralorgan bei Cephalopoden.

MAGNUS hat (1902) gezeigt, daß man nach Freilegen des Gehirnes und Entfernen des Cerebralganglion bei Reizung bestimmter Partien der jetzt freiliegenden Zentralganglien Erweiterung und Verengerung der Pupille sowie Braunfärbung und Entfärbung der Iris hervorrufen kann. Dabei macht er folgende Angabe: „Einmal sah ich bei Reizung der hinteren Kommissur Bewegungen des vorderen Abschnittes des Augapfels, welche den von BEER beschriebenen Linsenbewegungen bei der Akkommodation glichen, so daß wir es hier vielleicht mit dem Akkommodationszentrum zu tun haben."

Bei meinen Versuchen ging ich so vor, daß ich bei möglichst geringen Stromstärken mittels dicht beieinander stehender Elektroden die nach Abtragen des Cerebralganglion leicht zugänglichen Seitenteile der Zentralganglien von einem Mitarbeiter abtasten ließ, während ich ununterbrochen skiaskopierte. Regelmäßig ergab sich, daß die für gewöhnlich emmetropische oder leicht hyperopische Refraktion plötzlich in Myopie von 12—14 Dioptrien umschlug, sobald die Elektroden eine bestimmte Stelle in der Nähe des Ligamentes berührten, das von den hinteren Partien der Zentralganglien zur Seitenwand der Schädelkapsel zieht. Bei Aufhören der Reizung dieser Stelle verwandelte die Myopie sich sofort wieder in Emmetropie bzw. Hyperopie.

Hiermit ist es zum ersten Male in der Tierreihe gelungen, durch Reizung vom Zentralorgan aus Kontraktion des Ciliarmuskels und dadurch bedingte Refraktionserhöhung um 14 Dioptrien oder mehr hervorzurufen. Auch der Nachweis eines besonderen Zentrums für die Akkommodation des Cephalopodenauges scheint von großem Interesse.

Der von mir erbrachte Nachweis einer beträchtlichen Steigerung des intraokularen Druckes bei Kontraktion des Ciliarmuskels im Ce-

Digitized by Google

phalopodenauge (s. u.) ist für das Verständnis von dessen Akkommodationsmechanismus von großer Bedeutung. Ich zeigte oben, daß in einem *Octopus*-Auge die äußersten (zum Sehen nicht mehr in Betracht kommenden) Netzhautpartien durch Zusammenziehen des Muskelringes jederseits dem Linsenrande zum Teile um ca. 2 mm genähert werden können. Trotzdem ist an den der Skiaskopie zugängigen Teilen des Auges bei sonst gleich bleibenden Verhältnissen an Stelle der vorher vorhandenen Hyperopie hochgradige Myopie getreten. Dies ist nur dadurch möglich, daß der gesteigerte intraokulare Druck die Linse nach vorn drängt und daneben auch die so nachgiebigen Hüllen der hinteren Bulbushälfte ausbuchtet.

Hat man ein sorgfältig enukleiertes Cephalopodenauge vorsichtig unter Seewasser auf aufgefaserte Watte gelegt und fügt man dem Wasser einige Tropfen 1-proz. Nikotinlösung zu, so sieht man in der Regel nach kurzer Zeit den vorderen Abschnitt des Auges mit der Linse deutlich sich etwas vorwölben. Die Vorwölbung habe ich in gleicher Weise auch am lebenden Tiere selbst nach Nikotinisierung feststellen können. Dabei nimmt das Auge, das, von vorn betrachtet, im Ruhezustande mehr oder weniger deutlich queroval erscheint, eine mehr rundliche Form an. Dies entspricht der Tatsache, daß wir die sich zusammenziehenden Teile der Augenhüllen oben und unten verhältnismäßig schmal, vorn und hinten dagegen wesentlich breiter und demgemäß die Breitenabnahme hier beträchtlich größer finden, als oben und unten. (Mehrfach sah ich auch, besonders oben und unten, bei Ciliarmuskelkontraktion eine sagittale Falte im Bulbus auftreten).

Aus allen von mir angestellten Versuchen geht hervor, daß die akkommodative Drucksteigerung im Cephalopodenauge das Wesentliche, die Formveränderung des Auges Bedingende ist. Ohne sie wäre eine Akkommodation des weichen Cephalopodenauges nicht möglich. Die Kontraktion des Ciliarmuskels führt zu Verkleinerung der Oberfläche der Augenhüllen und damit zu leicht nachweisbarer, beträchtlicher Steigerung des Augendruckes; dadurch wird der vordere Augenabschnitt mit der Linse nach vorn gedrängt und ihr Abstand von der perzipierenden Netzhautschichte vergrößert.

Wir lernen somit hier einen weiteren, bisher nicht gekannten, merkwürdigen Mechanismus der akkommodativen Einstellung in der Tierreihe kennen; die Anschauungen von Beer und Heine bedürfen danach keiner Widerlegung mehr. —

2. Andere Wirbellose.

Bei anderen Wirbellosen als den Cephalopoden sind akkommodative Einstellungsänderungen bisher nicht nachgewiesen, bei einzelnen Arten werden solche auf Grund anatomischer Befunde angenommen; ich finde darüber in der Literatur folgendes:

An den Hauptaugen mancher Spinnen (*Lycosa*) finden sich Muskeln, von welchen Bertkau (1886, vgl. p. 232) annimmt, daß ein Teil derselben „den Augengrund seitlich verschieben kann und damit andere Teile des von der Linse entworfenen Bildes auf den allein perzipierenden, Stäbchen tragenden Teil bringt"; ein anderer Teil der Muskeln soll der Akkommodation dienen, indem sie die Retina der Linse nähern oder von ihr entfernen. Neuere Angaben über diese Muskeln macht Link (1908), der solche bei allen invertierten Spinnenaugen fand.

Für das Auge der Kammmuschel (*Pecten*) schließt Hesse (1900, vgl. p. 233) aus den von ihm gefundenen morphologischen Verhältnissen auf die Möglichkeit akkommodativer Aenderungen durch Gestaltsveränderung

Digitized by Google

der Linse, für das Alciopidenauge (1899) auf die Möglichkeit solcher durch Ortsveränderung der Linse; bei letzteren hatte GREEFF einen Muskel gefunden, den HESSE als Akkommodationsmuskel auffaßt. Der physiologische Nachweis solcher akkommodativer Aenderungen bei Alciopiden ist bisher nicht erbracht, es erübrigt sich daher, zu erörtern, ob sie in der von HESSE oder in einer neuerdings von DEMOLL (1909) angenommenen Weise vor sich gehen.

Bei Facettenaugen sind Einrichtungen, die auf akkommodative Aenderungen hindeuten, nicht bekannt. Die optischen Verhältnisse des Einzelocells machen es wahrscheinlich, daß ein solches verschieden weit entfernte Gegenstände innerhalb gewißer Grenzen angenähert gleich deutlich sehen kann. Die im zweiten Teile besprochenen anatomischen Verschiedenheiten der Front- und der Seitenaugen weisen darauf hin, daß die einen besser für die Wahrnehmung entfernter, die anderen besser für die naher Gegenstände geeignet sein dürften, besondere Akkommodationseinrichtungen daher nicht nötig erscheinen.

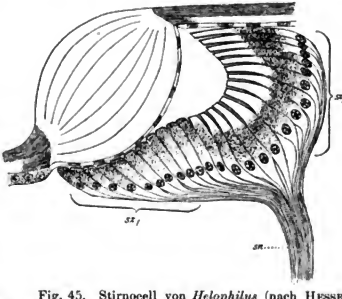


Fig. 45. Stirnocell von *Helophilus* (nach HESSE). sz_1 Sehzellen mit kurzem, der Linse dicht anliegendem rezipierenden Abschnitt. sz_2 von der Linse entfernte Sehzellen mit langgezogenem rezipierenden Abschnitte. *sn* Sehnerv.

Im Stirnauge der Fliege *Helophilus* ist die Aufgabe gleichzeitiger Einstellung für verschiedene Entfernungen nach HESSE in folgender Weise gelöst: Es finden sich zweierlei Sehzellen, solche mit einem kurzen und solche mit einem längeren lichtperzipierenden Abschnitte. Erstere liegen der Linse dicht an und erscheinen dadurch geeigneter, die von weit entfernten Gegenständen entworfenen Bilder aufzunehmen, während die längeren Sehzellen von der Linse weiter entfernt sind und daher ceteris paribus zur Aufnahme der Bilder näherer Gegenstände passender erscheinen. Die größere Länge dieser letzteren Sehzellen bringt HESSE damit in Zusammenhang, daß für nahe gelegene Gegenstände bestimmten Aenderungen ihres Abstandes vom Auge größere Verschiebungen des Bildortes entsprechen, als unter sonst gleichen Verhältnissen gleich großen Abstandsänderungen entfernter Gegenstände.

Für das Stirnocell der Libelle *Agrion* gibt HESSE (1908, vgl. p. 234) an, daß hier die Sehzellen in zwei Reihen hintereinander liegen: „die rezipierenden Elemente der zweiten Reihe beginnen etwa da, wo die der ersten Reihe aufhören". Er meint, damit sei ein ausgesprochenes Entfernungssehen gegeben, indem fernere Gegenstände die distale, nähere die proximale Reihe der Sehzellen erregen sollen. „Ein Objekt, das sich auf den Ocell zubewegt, wird an einer Stelle eine plötzliche Veränderung der Erregung bewirken, wenn sein Bild von der einen auf die andere Reihe von Sehzellen übertritt: also eine besondere Art von Bewegungssehen." Diese Deutung scheint mir

Digitized by Google

nicht einwandfrei: Liegt das scharfe Bild eines leuchtenden Punktes eben auf der vorderen Sehzellenreihe, so liegt gleichzeitig von demselben Punkte auf der hinteren Reihe ein verwaschenes Bild, denn infolge der Durchsichtigkeit der vorderen Sehzellenreihe muß sich jeder Gegenstand gleichzeitig, im allgemeinen in verschiedener Schärfe, auf beiden Sehzellenreihen abbilden; eine plötzliche Aenderung der Erregung bei allmählicher Verschiebung eines Objektes ist ausgeschlossen.

Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck.

Im Hinblicke auf die viel erörterten Fragen nach dem Verhalten des intraokularen Druckes bei der Akkommodation stellte ich systematische Untersuchungen in größerem Umfange bei allen Wirbeltierklassen und bei Cephalopoden an (1909).

Zur Manometrie bediente ich mich vorwiegend des HERINGschen Mikromanometers. Dieses besteht bekanntlich aus einer feinen Kanüle, an die ein kurzes, oben geschlossenes Kapillarröhrchen eingekittet ist; in dem geschlossenen Ende des letzteren befindet sich eine kleine Luftblase, die übrige Röhre, wie die Kanüle selbst sind mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllt. Nach Einführen der Kanüle ins Auge sind auch sehr kleine intraokulare Druckschwankungen an Aenderungen des Flüssigkeitsmeniscus leicht zu erkennen. Die Versuchsanordnung ist demnach eine ziemlich einfache: das eben enukleierte und von anhängenden Muskeln freipräparierte Auge wird auf passend gebogene Nadelelektroden gelegt, nachdem die Kanüle in Vorderkammer oder Glaskörper eingeführt und durch ein Stativ in die gewünschte Stellung gebracht ist; der Meniscus in der Kapillare wird mittels Mikroskopes beobachtet. Es war so möglich, auch bei Augen von nur 4 mm Achsenlänge Druckschwankungen bequem zu verfolgen.

Bei einer größeren Reihe von Seefischen mit nachweislich umfangreichem Akkommodationsvermögen konnte ich, ebenso wie bei verschiedenen Süßwasserfischen, eine akkommodative Drucksteigerung mikromanometrisch nicht nachweisen. Eine Aenderung der Augenform bei Reizung war bei keinem der genannten Fische festzustellen.

Ebenso hatten alle mikromanometrischen Versuche bei Amphibien negatives Ergebnis.

Unter den Reptilien habe ich bisher manometrische Versuche an Alligator, Eidechse, Würfelnatter und Schildkröte angestellt. Bei allen trat im Augenblicke der Reizung rasche Steigerung des Augendruckes ein, nach Aufhören der Reizung ging der Druck etwas weniger rasch wieder zur Norm zurück. Die Druckschwankungen erfolgten ungefähr in dem gleichen Tempo wie die akkommodativen Aenderungen, die an passend hergerichteten Augen von einem zweiten Beobachter gleichzeitig verfolgt wurden.

Für die Schildkröte gab v. PFLUGK (1908) (ohne genauere Mitteilung über seine Methodik) an, manometrisch akkommodative Drucksteigerung gefunden zu haben; HEINE (1907) dagegen stellt das Vorkommen einer solchen hier wie überhaupt in der ganzen Tierreihe nachdrücklich in Abrede.

Auch beim Vogel ergab die mikromanometrische Beobachtung am enukleierten Auge in ähnlicher oder gleicher Weise wie bei den Reptilien bei jeder Reizung Zunahme des Binnendruckes. Solche Versuche wurden für verschiedene Vogelarten mit wesentlich gleichem Ergebnisse wiederholt; insbesondere ließ auch bei enukleierten Nacht-

Digitized by Google

vogelaugen, die nach unseren oben erwähnten Untersuchungen im allgemeinen nur eine geringe Akkommodationsbreite (von höchstens 4 Dioptrien) haben, Beobachtung mit dem HERINGschen Mikromanometer bei jeder Kontraktion der Binnenmuskulatur deutliches Steigen des Druckes im Glaskörper und in der vorderen Kammer erkennen.

Für die beiden Wirbeltierklassen, bei welchen die Akkommodation durch Druck der Ciliarfortsätze auf die vordere Linsenfläche zustande kommt, finden wir also wiederum übereinstimmendes Verhalten, deutliche akkommodative Drucksteigerung; diese erscheint aber nicht als ein für das Zustandekommen der Akkommodation wesentlicher Faktor, denn letztere erfolgt in beträchtlichem, wahrscheinlich vollem Umfange auch am eröffneten Auge, also bei Fehlen jeden Augendruckes.

In gleicher Weise wie bei den Sauropsiden untersuchte ich 5 Augen von Affen und 3 Augen von Hunden unmittelbar nach der Enukleation. In keinem Falle war bei Reizung, selbst mit stärksten Strömen, auch nur die kleinste Aenderung des Augendruckes wahrzunehmen.

Die weittragende prinzipielle Bedeutung der einschlägigen Fragen machte es wünschenswert, die beim Affen erhaltenen Ergebnisse noch weiter zu kontrollieren. Dies geschah durch Herrn Kollegen WESSELY, dessen Manometer Messung und Registrierung selbst äußerst kleiner Augendruckschwankungen bei gleichzeitiger Registrierung des Blutdruckes gestattet.

Bei allen Versuchen, auf deren Einzelheiten ich nicht eingehen kann, ließen auch diese empfindlichsten Methoden im lebenden bzw. überlebenden Affenauge und im Hundeauge selbst bei starker Kontraktion der Binnenmuskulatur nicht die kleinste Zunahme des Augendruckes erkennen.

Durch öfter wiederholte Versuche wurde festgestellt, daß das durch Lichtwechsel ausgelöste Pupillenspiel ohne Einfluß auf die Höhe des Augendruckes ist.

Dem Umstande, daß nachweisbare akkommodative Drucksteigerung im Hundeauge fehlt, konnte eine Beweiskraft nicht zukommen, solange der Einwand möglich war, daß das Fehlen desselben in so schwach akkommodierenden Augen nicht auf ein Fehlen in Augen mit viel größerer Akkommodationsbreite zu schließen gestatte. Dieser Einwand ist aber nicht mehr stichhaltig, seitdem wir akkommodative Drucksteigerung auch für das Nachtvogelauge nachgewiesen haben, dessen Akkommodationsbreite nach unseren Untersuchungen kaum nennenswert größer ist, als die von jungen Hunden. Die Akkommodationsbreite des keine Drucksteigerung zeigenden Affenauges ist ungefähr dreimal größer, als die der fraglichen Nachtvögel.

Bei den bisher untersuchten Säugern fehlt also jede nachweisliche akkommodative Drucksteigerung, ähnlich wie bei Fischen und Amphibien mit ihrem ganz anderen Akkommodationsmechanismus.

Die oben (p. 278) geschilderte Verkleinerung der Oberfläche der Augenhüllen und das Vortreten der Linse bei Kontraktion des Ciliarmuskels im Cephalopodenauge wiesen schon darauf hin, daß hier eine akkommodative Erhöhung des Druckes im Glaskörperraume eintreten muß. Da aber eine solche auch hier von HEINE (1907) nachdrücklich in Abrede gestellt worden und da die Frage für das Verständnis des Akkommodationsmechanismus von entscheidender Bedeutung ist, nahm ich wiederum größere Versuchsreihen mit dem HERINGschen

Digitized by Google

Mikromanometer vor: Regelmäßig trat bei elektrischer Reizung des Ciliarmuskels deutliche Drucksteigerung auf, die ceteris paribus um so beträchtlicher war, je stärkere Ströme zur Reizung benutzt wurden. Um eben merkliche Drucksteigerung herbeizuführen, genügten schon sehr schwache Ströme. Ferner gelang es mir auch bei der durch Nikotin hervorgerufenen Ciliarmuskelkontraktion beträchtliche Steigerung des Augendruckes nachzuweisen.

Während also bei den von mir untersuchten Wirbeltieren eine akkommodative Drucksteigerung entweder überhaupt nicht nachweisbar, oder, wenn vorhanden (Sauropsiden), für das Zustandekommen der akkommodativen Aenderungen ohne Belang war, ist hier, bei den Cephalopoden, die bei Kontraktion auftretende Drucksteigerung der wesentliche Faktor für das Zustandekommen der akkommodativen Refraktionserhöhung, denn nur durch sie wird die erforderliche Formänderung des Auges herbeigeführt.

Zusammenfassung.

Die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Akkommodationsmechanismus bei den verschiedenen Tierklassen lassen sich kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Bei den meisten Fischen erfolgt negative Akkommodation für die Ferne dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch Kontraktion des Retractor lentis der Netzhaut genähert wird. Der Augendruck ändert sich dabei nicht. Teleosteer, die vorwiegend in Luft sehen (Periophthalmus), zeigen positive Akkommodation für die Nähe durch Entfernen der Linse von der Netzhaut.

Bei den Amphibien erfolgt positive Akkommodation für die Nähe dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch Kontraktion eines bzw. zweier Muskeln (ersteres bei den Urodelen, letzteres bei den Anuren) von der Netzhaut entfernt wird. Auch hierbei wird der Augendruck nicht geändert.

Bei den Sauropsiden erfolgt aktive Naheeinstellung dadurch, daß die Linsenvorderfläche in der Umgebung des vorderen Poles stärker gewölbt wird; diese Wölbungsvermehrung kommt im wesentlichen durch Druck der Binnenmuskeln auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche zustande. Der Augendruck nimmt dabei zu, doch ist das Zustandekommen der Akkommodation von dieser Druckänderung im wesentlichen unabhängig.

Bei den Säugern erfolgt aktive Naheeinstellung dadurch, daß die Linsenvorderfläche stärker gewölbt wird; die Wölbungsvermehrung erfolgt hier durch akkommodative Entspannung der im Ruhezustande gespannten Zonulafasern; der Augendruck wird dabei nicht geändert.

Bei den Cephalopoden erfolgt aktive Naheeinstellung dadurch, daß die in ihrer Form unveränderte Linse durch die akkommodative Zunahme des intraokularen Druckes bei sehr weichen Augenhüllen von der Netzhaut entfernt wird. Das Zustandekommen der akkommodativen Einstellungsänderung ist hier von der Druckerhöhung abhängig.

Digitized by Google

Literatur

zu Akkommodation.

(Vgl. auch Literatur zum zweiten Teile.)

1828 **Trevtranus,** *Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Sinneswerkzeuge des Menschen und der Tiere, H. 1.*

1846 **Brücke,** *Ueber den Musculus Cramptonianus und den Spannmuskel der Chorioidea. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.*

1850 **Langer,** *Ueber einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1. Abt.*

1852 **Leydig,** *Beitr. z. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. d. Rochen u. Haie. Leipzig.*

1853 **Cramer,** *Het accommodatievermogen der oogen physiologisch toegelicht. Haarlem.*

1857 **Manz,** *Ueber den wahrscheinlichen Akkommodationsapparat des Fischauges, in: Ecker, Untersuchungen zur Ichthyologie, Freiburg i. B.*

1858 — *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Akkommodation des Fischauges. Inaug.-Diss. Freiburg i. B.*

1868 **Hensen** *und* **Völckers,** *Experimentaluntersuchung über den Mechanismus der Akkommodation. Kiel.*

1872 **Müller, H.,** *Ges. u. hinterl. Schriften z. Anat. u. Phys. d. Auges. Leipzig.*

1876 **Leuckart,** *Organologie des Auges, in: Gräfe-Sämisch, Handb. d. ges. Augenheilk., Bd. 2, Teil 2.*

1879 **Lieberkühn,** *Beitr. z. Anat. d. embryonalen Auges. Arch. Anat. u. Entw.-Gesch.*

1882 **Exner,** *Ueber die Funktion des Musculus Cramptonianus. Sitz.-ber. d. Wien. Akad. d. Wissensch., Bd. 85, p. 3.*

— **Virchow, H.,** *Beitr. z. vergl. Anat. des Auges. Berlin.*

1891 **Ziem,** *Das Schwellgewebe des Auges. Virchows Arch., Bd. 126.*

1892 **Beer, Th.,** *Studien über die Akkommodation des Vogelauges. Pflügers Arch., Bd. 53.*

1894 — *Die Akkommodation des Fischauges. Ebenda, Bd. 58.*

1896 **Hess, C.,** *Arbeiten aus dem Gebiete der Akkommodationslehre. Arch. f. Ophth., Bd. 42.*

— **Schleich,** *Das Sehvermögen der höheren Tiere. Antrittsrede. Tübingen.*

1897 **Beer, Th.,** *Die Akkommodation des Cephalopodenauges. Pflügers Arch., Bd. 67.*

1898 **Beer, Th.,** *Die Akkommodation des Auges bei den Reptilien. Pflügers Arch., Bd. 69.*

— **Heine, L.,** *Physiologisch-anatomische Untersuchungen zur Akkommodation des Vogelauges. Gräfes Arch., Bd. 45.*

— **Hess** *und* **Heine,** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den intraokularen Druck. Arch. f. Ophth., Bd. 46, p. 2.*

— **Priestley Smith,** *On accommodation in the rabbit Ophth. Rev.*

1900 **Beer, Th.,** *Die Akkommodation des Auges bei den Amphibien. Pflügers Arch. Bd. 78.*

— **Rabl,** *Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 67.*

1901 **Nussbaum,** *Die Pars ciliaris des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 57.*

— **Parreidt,** *Beitr. z. Anat. d. Auges bei Eudyptes chrysocome und zur Entwickelung d. Peeten im Vogelauge. In.-Diss. Leipzig.*

1902 **Magnus, R.,** *Die Pupillarreaktion der Octopoden. Pflügers Arch., Bd. 92.*

1905 **Franz,** *Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 40.*

1906 **Fischer, F.,** *Ueber Fixierung der Linsenform mittels der Gefriermethode. Arch. f. Augenheilk., Bd. 56, p. 342.*

— **Franz,** *Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 4.*

— **v. Pflugk,** *Die Akkommodation des Auges der Taube nebst Bemerkungen über die Akkommodation der Affen und des Menschen, Wiesbaden (Bergmann).*

— **Tretjakoff,** *Die vordere Augenhälfte des Frosches. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 80.*

1907 **Fischer, F.,** *Zur Gefriermethode bei Untersuchung der akkommodierten Taubenlinse. Arch. f. Augenheilk., Bd. 57, p. 62.*

— **Franz,** *Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol. Ctbl., Bd. 26.*

— **Heine,** *Ueber die Verhältnisse der Refraktion, Akkommodation und des Augenbinnendruckes in der Tierreihe. Mediz.-naturwiss. Arch., Bd. 1, H. 2.*

— **Heine,** *Ueber die Akkommodation der Cephalopoden nebst Bemerkungen über die Akkommodation der Schlangen und das Verhalten des intraokularen Druckes bei der Akkommodation. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21, p. 501.*

Digitized by Google

1908 **Franz,** *Das Pecten, der Fächer im Auge der Vögel. Biol. Ctbl., Bd. 28.*
— **Heine,** *Ueber das Sehen der Wirbeltiere und Kopffüßer. Physiol. Verein Kiel. Münch. med. Wochenschr., p. 938.*
— — *Akkommodation der Schildkröte. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22.*
— **Hess,** *Zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges. Vortrag i. d. Phys.-med. Ges. Würzburg.*
— **Link, E.,** *Ueber die Stirnaugen einiger Lepidopteren und Neuropteren. Zool. Anz., Bd. 33, No. 13.*
— **v. Pflugk,** *L'accommodation des tortues. Bull. et Mém. Soc. franç. d'Ophthal.*
— **Wessely,** *Experimentelle Untersuchungen über den Augendruck etc. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 60.*
1909 **Abelsdorff und Wessely,** *Vergleichend-physiologische Untersuchungen über den Flüssigkeitswechsel des Auges in der Wirbeltierreihe. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft, p. 65.*
— **Franz, V.,** *Das Vogelauge. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 28, p. 73.*
— **Hess, C.,** *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges. Nach gemeinsam mit Dr. F. Fischer angestellten Beobachtungen. Arch. f. Augenheilk., Bd. 62, H. 4.*
— — *Die Akkommodation der Cephalopoden. Arch. f. Augenheilk., Bd. 64, Ergänzungsheft.*
— — *Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Akkommodation auf den Augendruck in der Wirbeltierreihe. Arch. f. Augenheilk., Bd. 63, H. 1.*
— **Johnson, Lindsay,** *Ein Versuch zur Klassifizierung der Säugetiere etc. nach der ophth. Ersch. d. Augenhintergr. etc. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin.*
— **v. Pflugk,** *Noch einmal die Akkommodation der Schildkröte. Klin. Monatsblätter f. Augenheilk., Jahrg. 47, März.*
1910 **Abelsdorff, G.,** *Ueber das Verhalten des Pecten bei der Akkommodation des Vogelauges. Arch. f. vergl. Ophthalmologie, Bd. 1, H. 3.*
— **Hess, C.,** *Beiträge zur Kenntnis akkommodativer Aenderungen im Menschenauge. Arch. f. Augenheilk., Bd. 65.*
— — *Die Akkommodation bei Tauchervögeln. Arch. f. vergl. Ophthalmologie, Bd. 1, H. 2.*
— **v. Pflugk,** *Die Akkommodation der Cephalopoden und Fische. Sitzgber. d. ophth. Ges. Heidelberg, p. 54.*
— **Wychgram,** *Die Akkommodation des Schildkrötenauges. Klin. Monatsblätter f. Augenheilk., Bd. 48, p. 604.*
1911 **Blochmann und v. Husen,** *Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan? Biolog. Ctbl., Bd. 31, No. 5.*
— **Fischer, F.,** *Zur Akkommodation des Schildkrötenauges. Arch. f. Augenheilk. Bd. 69.*
— **Franz, V.,** *Studien zur vergleichenden Anatomie der Augen der Säugetiere. Arch. f. vergl. Ophth., Jahrg. II, H. 2 u. 3.*
— **Hess, C.,** *Beiträge zur vergleichenden Akkommodationslehre. Zool. Jahrb., Bd. 30, H. 3.*
— **v. Sicherer,** *Unters. über d. Refr. d. Augen d. Süßwasserfische. Arch. f. vergl. Ophth., Bd. 1, H. 4.*
1912 **Hess, C.,** *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Ciliarringes. Festschrift f. H. Spengel. Zool. Jahrb., Suppl. 15.*

Digitized by Google

Autorenregister.

Abelsdorff 8, 9, 18, 125, 181, 183, 269.
— und Wessely 269.
Adams 135.
Andreae 114, 115.
Angelucci 180, 188, 189, 191, 193.
Arnold 169.
v. Aufsess 105.
Axenfeld, D. 122.

Baranetzky 146.
Bateson 84.
Bauer 5, 12, 61, 72, 87.
Beer 145, 169, 172, 174, 187, 198, 199, 206, 230, 236, 239, 247, 263, 275, 280.
Beraneck 203.
Berger 176.
Berlin 199, 205.
Bert, P. 81, 134.
Bertkau 221, 280.
Best 222.
Bethe 227.
Birch-Hirschfeld 193.
Birnbacher 193.
Blaauw 150, 154.
Bleuler 108.
Blochmann 269.
Boden 199.
Bohn 89, 133, 142.
Boll 180, 182, 189.
Bonnier 111, 113.
Boveri 65, 165.
Brauer, A., 178, 185, 187, 196, 199, 202, 205.
Breuer 207.
Bridgman und Newman 135.
Bronn 145.
Brücke 177, 276.
Bulman 112.
Bunsen 65.
Burford 4.
v. Buttel-Reepen 220.

Carpenter 120, 122.
Carrière 196.
Chatin 184.
Chiarini 189, 191, 193.
Chievitz 189, 195, 197, 205.
Chun 199, 202, 218, 230.
Claparède 140.
Clark 227.
Claus 219.
Cole 4, 43, 45, 65, 120, 122, 135 136, 139.
Colvin 4.
Configliachi und Rusconi 45, 135.
Cori 83.
Cowdry 128.
Cowles 142.
Cramer 263.
Cuénot 142.
Cuvier 253.
Czerwonsky 199.

Dandy 204.
Darwin 110, 135, 136.
Davenport 146.
Davis 4.
Demoll 85, 88, 183, 196, 203, 213, 224, 226.
Detto 113.
Dittler 194.
Dittrich 122.
Döderlein 88.
Doflein, F. 62, 84, 88, 89, 178, 224.
Drexler 207.
Driesch 85, 135, 139, 142, 144.
Drost 132.
Dubois 134.
Dutrochet 154.

Engelmann 27, 146, 147, 186.
Errera 111.
Escherich 97.
Eschricht 177.
Ewald, J. R. 207.
Exner 111, 115, 183, 210, 212, 213, 216, 219, 222, 264.
— und Januschke 188.

Digitized by Google

Fick, A. E. 43, 188, 189, 191, 192.
Fischer, F. 145, 169, 243, 248, 249, 262, 271.
Fol und Sarasin 105.
Forel 108, 115, 116, 217, 220, 221, 223, 224.
Fortin 172.
Frandsen 135.
Franz 63, 176, 178, 188, 198, 201, 239, 264, 269.
v. Frisch 62, 192, 204, 212, 215, 216.
Fritsch 205, 225.
Fröhlich 227.
Fromaget 199.
Fujita 192.

Gamble und Keeble 141.
Gardner 154.
Garner 3.
Garten 181, 185, 186, 188, 190, 193.
Gates, Elmer 3.
Gaupp 204.
Geddes 141.
Gegenbaur 206.
Geissendörfer 5.
van Genderen Stort 27, 180, 185, 187, 191, 193.
Gertz 192.
Giltay 112.
Gottsche 210.
Graber 42, 44, 61, 85, 93, 107, 109, 110, 116, 119, 120, 122, 134, 135, 136, 139, 141, 142.
Greeff 27, 181, 191, 281.
Grenacher 123, 208, 209, 210, 219.
Groom und Loeb 74, 75.
Guillemin 154.
Guillery 197.
Gulliver 196.
Guth 170.

Hack 204.
Hadley 89.
Hargitt 142.
Harper 135, 137.
Harrington und Leaning 146.
Harris 205.
Hassenstein 177.
Heine 198, 199, 236, 248, 251, 272, 276, 280, 282.
Heinemann 181.
Helland-Hansen 105.
Helmholtz 178, 272.
Hensen 182, 230.
— und Völckers 272.
Hering, Ewald 1, 6, 17, 43, 49, 52, 55, 60, 154, 223.
Hertel 139, 145, 171, 186.
Herzog 189, 191.
Hesse 65, 123, 129, 133, 135, 136, 140, 145, 182, 202, 208, 220, 228, 280, 281.
Himstedt und Nagel 3, 19, 44.
Hirschberg 198, 199.
Hjort 105.
Hoffmeister 135, 136.
Hofmeister 146.
Holmes 88, 121, 122, 135, 137, 141.
Holt und Lee 148.
v. Husen, E. 269.

Jäger, Gustav 112.
Jennings 137, 142, 148.
Johnson 172, 173, 270.
Jourdain 87.
Jourdan 145.

Kalischer 4.
Katz und Révész 20, 25,26.
Keeble und Gamble 84, 85, 86, 87, 88.
Kellog 109.
Kerner 111.
Kienitz-Gerloff 113.
Kiesel 213.
Kinnaman 3.
Kirchner 112.
Koganeï 274.
Kohl 66.
Kolmer 203.
Koranyi 45.
Köttgen und Abelsdorff 181.
Krause 27, 181, 196.
Kreusler 104.
Krohn 182, 256.
Krukenberg 182.
Krusius 124.
Kühne 42, 176, 180, 184, 188, 190, 212.
— und Hornborstel 192.
— und Sewall 188.

Lacaze-Duthiers 135.
Langer 276.
Lederer 192.
Lee 207.
Leinemann 217.
Leuckart 201, 253, 269.
Leydig 182, 204, 212, 216, 236.
Lieberkühn 271.
Link 221, 280.
Loeb, 43, 63, 81, 82, 89, 93, 117, 119, 120, 121, 122, 139, 141, 144, 154.
Loeb und Maxwell 150.
Lodato 194.
Lovell 115.
Lubbock 3, 82, 99, 103, 107, 108, 111, 114, 116, 118, 157.
Lyon 89, 207, 227.

Mach 207.
Magnus 170, 175, 279.
Marshall 143.
Mast 42, 84, 121, 133, 136, 140, 144, 145, 147, 148, 149, 153.
Matthiessen 166, 167, 168, 169.
Matzdorff 87.
Mayer, Paul 87.
— und Soule 94, 122.
Merejkowsky 82.
Metschnikoff 182.
Meyer, H. H. 243.
Minkiewicz 83, 86, 89, 141.
Mitsukuri 133.
Moleschott 45.

Digitized by Google

Müller 65.
Müller, Heinrich 27, 168, 188, 191, 205, 251, 256, 264, 268.
Müller, Hermann 110.
Müller, Johannes 205, 207, 210.

Nagel 19, 65, 121, 132, 133, 134, 135, 141, 145, 207.
Nägeli 113.
Nicolai 3, 199.
Notthaft 217, 222.
Novikoff 204.
Nussbaum 239, 271.
Nüsslin 65.

Orbéli 4.
Ostwald, W. jr. 94, 95.

Parinaud 24.
Parker 45, 66, 89, 122, 165, 214, 216.
— und Arkin 136.
— und Burnett 139.
Parreidt 269.
Patten 132, 133.
Pearse 42, 45, 84, 143.
Peckham 120, 221.
Perez 114.
Pergens 186, 191, 193.
v. Pflugk 248, 262, 277, 282.
Piper 4, 19, 27, 127.
Plateau 43, 111, 113, 114, 115, 121, 198, 220, 223.
Pouchet 85, 87, 120.
Poulton 86.
Porter 4.
Pütter 103, 166, 168, 170, 172, 173, 174, 177, 179, 181, 185, 202, 203, 222, 225.

Rabl 166, 168, 267, 268, 269.
Rádl 75, 78, 97, 122.
Ramón y Cajal 205.
Rapp 145.
Rawitz 123, 132, 230.
Réaumur 119, 120, 122, 218.
Reeker 113.
v. Reichenau 266.
Reighard 58.
Rhumbler 146.
Riegel 199.
Rohon 66.
Romanes 142, 145.
— und Evert 142.
Ryder 132.

Sachs, M. 6, 8, 17, 125.
Samoiloff und Pheophilaktowa 4.
Sarasin 142.
Sars 145.
Sattler 177.
Schäfer, G. A. 194.
Schleich 269.
Schmidt 166.
Schön 273.
Schröder van der Kolk 176.
Schultze, Max, 25, 27, 177, 181, 182.
Schwerd 225.
Schönbeck 199.
Semper 45.
Sharp 132.
v. Sicherer 198, 236.
Slonaker 196.
Smith 89, 135, 137, 199.
Smith, Priestley 272.
Soret 105.
Sömmering 269.
Spencer 204.
Sprengel, Chr. R. 110.
Stahl 146, 147.
Steinach 128, 169, 170, 171, 179.
Steuer 83.
Stock 274.
Strasburger 146, 149, 154.
Studnička 204.

Thorndike 198.
Torelle E. 42.
Torrey 148.
Towle 89.
Trembley 81, 143.
Tretjakoff 242.
Treviranus 269.
v. Tschermak, A. 205, 206, 207, 226.
Tscherning 273.

v. Uexküll 142, 183, 208.

Verworn 148.
Virchow, H. 236, 242, 274.
Vrolick 176.

Walter 139.
Washburn 142.
— und Bentley 58.
Weiss 186, 193.
Went 112.
Wery 110, 113, 114.
Wessely 269, 283.
Wiedersheim 206.
Wiesner 14, 154.
Will 217.
Willem 135.
Wilson 143.
Wolfskehl 172.
Wychgram 248.

Yerkes 4, 83, 88, 145.
Young 135, 136.

Ziem 269.
Zimmer 218.
Zipfel 199.
Zolotnitzky 57.
Zürn 195.

Digitized by Google

Register.

Aalauge, Pigmentwanderung im 187.
Aalpupille 169.
Aalsehpurpur 170.
Abbesches Refraktometer 167.
Abramis, Pigment bei 192.
— brama, Sehpurpur bei 181.
— —, Tapetum bei 176.
Acanthias, Tapetum bei 188.
Accipenser sturio, Akkommodationsapparat bei 239.
Acerina cernua, Sehpurpur bei 181.
— —, Tapetum bei 176.
Acris gryllus, Lichtsinn bei 43.
Actinia, Lichtsinn bei 145.
— equina, Lichtsinn bei 133.
Adamsia, Lichtsinn bei 145.
Adaptation und Farbensinn bei Nachtvögeln 14.
Adaptationsunfähigkeit der Zapfen 24.
Adaptationsversuche an Falken 14.
— am Bussard 14.
Adaptative Aenderungen im Tagvogelauge 24.
Aenderungen, adaptative, im Tagvogelauge 24.
Aenictus, Fixierbewegungen bei 224.
Aeskulinlösung 118.
Aethalium septicum, Lichtsinn bei 146.
Affen, Lichtsinn bei 3.
Affenauge, akkommodative Aenderungen beim 272.
Agama inermis, Akkommodation bei 250.
Agrion, Stirnocell von 281.
— puella, Lichtsinn bei 119.
Aguti, Pigmentkegel bei 270.
Akkommodation bei Amphibien 239.
—, negative, bei Fischen 238.
— bei Säugern 272.
— bei Cephalopoden 275, 282.
— der Sauropsiden 243.
Akkommodationsbreite bei Vögeln 265.
Akkommodationsmuskel des Fischauges 236.
Akkommodationsvorgang im Schildkrötenauge 246.
— im Vogelauge 261.
Akkommodationszentrum 279.
Aktionsströme 19.
Aktionsströme bei Cephalopoden 126.
— bei Vögeln und Reptilien 44.
Alburnus, Lichtsinn bei 61.
— bipunctatus, Tapetum bei 176.
— lucidus, Lichtsinn bei 46.
Alciope, Sehschärfe bei 196.
Alciopidenauge 281.
—, Zellgruppe im 203.
Alligator (A. lucius), Pupille beim 32.
—, Auge, Akkommodation des 251.
Allolobophora, Lichtsinn bei 135.
— foetida, Lichtsinn bei 120.
Ameisen 116.
—, Lichtsinn bei 97.
—, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Amphibien, Akkommodation bei 239.
—, Lichtsinn der 38.
—, schlitzförmige Pupille bei 173.
Amphidasis, Lichtsinn bei 86.
Amphipoden, Lichtsinn bei 88.
Amphioxus, Lichtsinn bei 65.
—, Sehorgane bei 165.
Amphitretus, Teleskopaugen bei 202.
Amphitrite, Lichtsinn bei 140.
Amöben, Lichtsinn bei 146.
Anableps tetrophthalmus, Auge von 203.
— —, Zweiteilung des Auges bei 219.
Anatomie der Vogelnetzhaut 26.
Anemonia, Lichtsinn bei 145.
Anguis fragilis, Parietalorgan bei 204.
Anuren, Akkommodation bei 240, 242.
—, querovale Pupillen bei 173.
Apion frumentarium, Lichtsinn bei 119.
Appositionsbild bei Wirbellosen 211.
Arca Noae, Lichtsinn bei 132.
Area centralis 197.
Arenicola, Lichtsinn bei 140.
— cristata, Lichtsinn bei 140.
— Grubei, Lichtsinn bei 140.
— variabilis, Lichtsinn bei 140.
Artemia, Lichtsinn bei 121.
— salina, Lichtsinn bei 83.
Arrhenurus, Lichtsinn bei 81.
Arthropodenauge 208.
Arthropoden, Rhabdomere der Sehzellen bei 208.
Ascalaphus, Augenformen bei 218.
Asteracanthion rubens, Lichtsinn bei 142, 143.

Digitized by Google

Asterias Forreri, Lichtsinn bei 142.
Atax ypsilophorus, Lichtsinn bei 81.
Athene noctua, Akkommodationsbreite bei 265.
— —, Ciliarsystem bei 254.
— —, Netzhaut bei 27.
Atherina hepsetus, Lichtsinn bei 46.
Atylus Swammerdamii, Lichtsinn bei 72.
Auflösungsvermögen, optisches 194.
Augen, akone 209.
—, eukone 209.
—, pseudokone 209.
Augenbewegungen der Daphnien 100.
— bei Wirbeltieren 206.
Augendruck 284.
Aulacostomum gulo, Lichtsinn bei 139.
Avicula, Lichtsinn bei 133.

Bacterium photometricum 147.
Balanus-Larven, Lichtsinn bei 82.
— perforatus, Lichtsinn bei 74.
Barbe, Raddrehungen, kompensatorische bei der 207.
Bathytroctes, aphakischer Raum bei 199.
—, Fovea lateralis 205.
Becheraugen bei Amphioxus 65, 235.
— bei Würmern 140.
Bedeutung der farbigen Oelkugeln 23.
Benthobatis, Pigment bei 188.
Beugung des Lichtes, Bedeutung für das Sehen des Cranioten- und Facetten-Auges 224.
Beugungsaureole 225.
Bewegungen von Facettenaugen bei Krebsen 226.
Bewegungsschärfe 223.
Bibio, Augenformen bei 218.
Bienen, Lichtsinn bei 106.
Binokularsehen bei Vögeln 205.
Bipalium kewense (Planarie), Lichtsinn bei 120, 139.
Bispira voluticornis, Lichtsinn bei 140.
Blauuviolglas 179.
— bei Versuchen mit farbigen Glaslichtern 138.
—, Wirkung des, auf Daphnien 99.
Blatta germanica, Lichtsinn bei 119, 122.
Blattläuse, Lichtsinn bei 120.
Blenniiden, Augenbewegungen bei 206.
Bley (Abramis brama), Pigmentwanderung 188.
Blicca björkna, Tapetum bei 176.
Bliccopsis abramorutilus, Tapetum bei 176.
Botrydium, Lichtsinn bei 149.
Bougainvillea superciliaris, Lichtsinn bei 145.
Branchiomma, Sehorgan bei 228.
— vesiculosum, Lichtsinn bei 140.
Branchiopode, Lichtsinn bei 83.
Brechungsindex 166.
Brechwert der Linse 166.
Bryaxis haematica, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Bryozoen, Lichtsinn bei 141.
Buccinum undulatum, Lichtsinn bei 133.
Bufo agua, Akkommodation bei 243.
— Ciliarring bei 239.
Buteo vulgaris (Bussard), Farbensinn und Adaptation bei 12.
Bussard, Adaptationsversuche am 14.

Calandra granaria, Lichtsinn bei 119.
Calliphora, Lichtsinn bei 122.
Callomyia, Augenformen bei 218.
Campanula des Fischauges 236.
— Halleri 236.
Camponotus ligniperdus, Fixierbewegungen bei 224.
— —, Lichtsinn bei 118.
Capsa fragilis, Lichtsinn bei 133.
Carcinus maenas, Lichtsinn bei 85.
—, Statocyste bei 227.
Cardita, Lichtsinn bei 133.
Cardium, Lichtsinn bei 133.
— edule, Lichtsinn bei 132.
— tuberculatum, Lichtsinn bei 129.
Carinaria, Fenster der Augenhüllen bei 202.
—, Netzhaut bei 228.
Centrostephanus longispinus, Lichtsinn bei 142.
— —, Sehpurpur bei 183.
Cerambyx heros, Zahl der Einzelfacetten 217.
Cephalopoden, akkommodative Aenderungen bei 275.
—, Lichtsinn bei 123.
Cephalopodenauge 229.
—, Drucksteigerung im 280.
Cephalopodennetzhaut 230.
Cereanthus, Lichtsinn bei 145.
Ceylon-Baumschlange (Dryophis mieterizans), Raum, aphakischer, bei 174.
Chalcididen, Lichtsinn bei 98.
Chamaeleon, Akkommodation beim 250.
—, Mangel an Koordination 206.
—, Pigment bei 191.
—, Pigmentwanderung bei 189.
—, Pupille beim 172.
Charax, Lichtsinn bei 46.
Chelydra serpentina, Farbe der Oelkugeln bei 34.
Chimaera, Tapetum bei 176, 178.
Chironomus plumosus, Lichtsinn bei 96.
Chlamydomonas alboviridis, Lichtsinn bei 149, 154.
Chlorogonium, Lichtsinn bei 149.
Chlorotropismus 83, 84.
Chromatinverminderung bei Helladaption im Taubenauge 193.
Chrysomela menthastri, Lichtsinn bei 119.
Chydorus sphaericus, Lichtsinn bei 80.
Cicada orni, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Ciliarring bei Scyllium 239.
Ciliarsystem bei Selachiern 239.
— der Vögel 254.
Cloë, Augenformen bei 218.
Cobitis barbatula, Lichtsinn bei 61.
Coccinella, Lichtsinn bei 122.
— globosa, Lichtsinn bei 119.

Digitized by Google

Coccinella septempunctata, Lichtsinn bei 97, 119.
Colacium, Lichtsinn bei 146.
Coleopteren, Lichtsinn bei 119.
Coleopterenaugen, Zahl der Einzelfacetten in 217.
Cölenteraten, Lichtsinn bei 143.
Convoluta roscoffensis, Lichtsinn bei 141.
Copilia, Augenformen bei 219.
Copepoden, Stirnocelle bei 221.
Coricäiden, Augenformen bei 219.
Corpus nigrum bei der Gazelle 173.
— — bei Pferden 173.
— epitheliale 277.
Corycaeus, Augenformen bei 219.
Cramptonscher Muskel 258, 262, 264.
Crenilabrus, Lichtsinn bei 62.
Crocodilus niloticus, Netzhaut bei 31.
Cristatella, Lichtsinn bei 141.
Crustaceen 70.
Cryptobranchus, Lichtsinn bei 45.
Cucujo, Lichtsinn bei 122.
Culex-Larven, Lichtsinn bei 119.
Cyanea, Lichtsinn bei 145.
Cyclemys, Farbe der Oelkugeln bei 34.
—, Oelkugeln bei 196.
Cyclops parcus, Lichtsinn bei 83.
Cypridopsis, Lichtsinn bei 80.
Cypris, Lichtsinn bei 88, 89.
Cytherea, Lichtsinn bei 133.

Damonia Reevesii, Lichtsinn bei 28.
— —, Oelkugeln bei 197.
Danais plexippus, Lichtsinn bei 122.
Daphnia, Bewegungen der Facettenaugen bei 226.
—, Lichtsinn bei 74, 88.
Daphnien, Augenbewegungen der 100.
—, Lichtsinn bei 76, 99.
Dasychira fascelina, Lichtsinn bei 92.
Dendrocoelum, Sehpurpur bei 182.
— lacteum, Lichtsinn bei 140.
Dentalium elephantinum, Lichtsinn bei 135.
Denticeten, Sinnesorgan bei 203.
Dexia carinifrons, Lichtsinn bei 122.
Diadema setosum, Lichtsinn bei 142.
Diaptomus, Lichtsinn bei 78.
Dias longiremis, Lichtsinn bei 82.
Diatomaceen, Lichtsinn bei 146.
Dipteren, Facetten der Hornhaut bei 210.
Dioptrik des Facettenauges 209.
Diskontinuitätsflächen 166.
Dohlen, weiße, Pupillenspiel bei 16.
Doppelnetzhaut im Tagvogelauge 24.
Doppelzapfen in der Netzhaut der Taube 193.
Dressurmethode zur Untersuchung des Lichsinns bei Wirbeltieren 3.
Drosophila, Lichtsinn bei 122.
— ampelophila, Lichtsinn bei 120.
Druck, intraokularer, bei der Akkommodation 282.
Drucksteigerung, akkommodative, bei Wirbeltieren 284.
— im Cephalopodenauge 280.
Dryophis micterizans (Ceylon-Baumschlange), aphakischer Raum bei 174.
Dunkeladaptation der Nachtvögel 15.
—, pupillomotorische, bei Tagvögeln 171.
Dyticus, Pseudopupille bei 214.
Dytiscus marginalis, Lichtsinn bei 100, 119.

Echidna, Akkommodationsapparat bei 273.
Echinaster crassispina, Lichtsinn bei 142.
Echinodermen, Lichtsinn bei 142.
Eciton, Fixierbewegungen bei 224.
Edwardsia, Lichtsinn bei 145.
— lucifuga, Lichtsinn bei 145.
Eichhörnchen, Lichtsinn beim 4.
Eidechse, Pigmentwanderung bei der 189.
Einfachsehen, binokulares 205.
Einsiedlerkrebs (Pagurus), Lichtsinn bei 83.
Einzelaugen bei Insektenarten 209.
Einzellige, Lichtsinn bei 146.
Eledone, Lichtsinn bei 123.
—, Netzhaut bei 230.
—, Pupille bei 174.
Elritze (Phoxinus laevis), Lichtsinn bei 46, 63, 58, 60.
Empfangsapparat, optischer 27.
— —, bei Wirbellosen 208.
—, pupillomotorischer bei Vögeln 171.
Emys, Pigmentwanderung bei 189.
— europaea, Pigmentwanderung bei 189.
— —, Sehpurpur bei 181.
— orbicularis, Lichtsinn bei 28.
Endknöpfchen der Netzhautfibrillen 231.
Ephemeriden, Augenformen bei 218.
Erdkröte (Bufo vulgaris), Lichtsinn bei 38, 40.
Erythrotropismus 84.
Eudorina, Lichtsinn bei 149.
Euglena, Lichtsinn bei 121, 147, 148, 149.
— viridis, Lichtsinn bei 146.
Eulenauge 199.
Euplanaria gonocephala, Lichtsinn bei 140.
Evermanella atrata, Tapetum bei 176.

Facettenauge bei Wirbellosen 208.
Facettenaugen 281.
Falco tinnunculus (Turmfalke), Farbensinn und Adaptation bei 10.
Falken, Adaptationsversuche am 14.
Farbensinn bei Säugern 3.
— und Adaptation bei Nachtvögeln 14.
— — bei Tagvögeln 9.
Färbung des Gefieders 22.
— der Oelkugeln 22.
Feld, gelbes, der Huhnnetzhaut 34.
Feldgrille, Lichtsinn bei der 122.
Fenster bei Teleskopfischen 202.
Fische, Akkommodation bei 236.
—, Lichtsinn bei 46.
Fischotter, Refraktion bei der 274.
Fixierbewegungen bei Squilla 224.
Fledermaus, Sehschärfe der 195.
Fliegen, Ocelle bei 221.
Flohkrebse (Gammarus pulex), Lichtsinn bei 89.
Fluggeschwindigkeit bei Vögeln 168, 268.

Digitized by Google

Fluoreszenz des Arthropodenauges 216.
— bei Cephalopoden 127.
— der Facettenaugen 155.
— des Krebstapetum 217.
— bei Libellen 100.
— der Linse 18.
— der Linse bei Spinnen 221.
— des Säugertapetums 179.
Flußaal, Pigmentwanderung beim 187.
Flußkrebs, Fluoreszenz beim 102.
Form der Pupille bei Wirbeltieren 172.
Formica fusca, Lichtsinn bei 118.
— pratensis, Fixierbewegungen bei 224.
— rufa, Lichtsinn bei 100.
Fovea bei Tiefseefischen 196.
— lateralis bei Vögeln 205.
Frontauge bei Tiefseekrebsen 218.
Frösche (Rana esculenta), Lichtsinn bei 42.
Fuscin, amorphes 191.
—, kristallinisches 191.

Galathea, Fixierbewegungen bei 224.
Gallina, Lichtsinn bei 133.
Gammarus, Lichtsinn bei 89.
— locusta, Lichtsinn bei 85.
— ornatus, Pigmentwanderung bei 215.
Ganglienzellen der Taube 193.
Ganglion opticum, Pigment im 213.
Ganoiden, Akkommodationsapparat bei 239.
Gans, Sehschärfe der 195.
Gastrosaccus, Lichtsinn bei 72.
Gastropacha, Lichtsinn bei 86.
Gasteroseus spinachia, Lichtsinn bei 61.
Gazelle, Corpus nigrum bei der 173.
Gecko, schlitzförmige Pupillen bei 173.
Gefieder, Färbung des 22.
Gelasimus pugilator, Augenbewegungen bei 227.
Geophilus, Lichtsinn bei 121.
— (longicornis), Lichtsinn bei 121.
Geradflügler, Stirnocelle bei 220.
Gesichtsraum, binokularer 205.
Gongylus ocellatus, Akkommodation bei 250.
Gonionemus Murbachii, Lichtsinn bei 145.
Geodesmus, Sehpurpur bei 182.
Gryllotalpa, Lichtsinn bei 119.
Guanin 188.
Guaninkalk im Netzhautepithel 176.
Gyrinus natator, Zweiteilung des Auges bei 219.

Haliotis, Pigmentbecherocell bei 227.
Hauptaugen der Spinnen 221.
Hauptpupille bei Wirbellosen 214.
Hecht, Refraktion beim 198.
Hechtauge, Akkommodation beim 237.
Hedista diversicolor, Lichtsinn bei 133.
Heliotropismus 154.
Helix aspersa, Lichtsinn bei 135.
— nemoralis, Lichtsinn bei 134, 135.
— pomatia, Lichtsinn bei 135.
Helophilus, Stirnauge von 281.
Hemeralopie oder Nachtblindheit beim Menschen 24.
Hermodactylus tuberosus 112.
Heringsches Mikromanometer 282.
Heteropoden, Fenster in den Augenhüllen bei 202.
—, Netzhaut bei 228.
Hippocampus 206.
—, Sehschärfe bei 196.
Hippolyte, Lichtsinn bei 84, 85.
— varians, Lichtsinn bei 89.
Holothurien, Lichtsinn bei 143.
Hornhautastigmatismus bei Raubtieren 172.
— bei Walen 169.
Hornhautbrechkraft 168.
Hornhautlinse bei Insekten 209.
Huftiere, Retraktionsbewegungen bei 207.
Huhn, Sehschärfe des 195.
Hühner, Farbensinn und Adaptation bei 9.
—, Pupillenspiel der 16.
Hühnerblindheit 24.
Hund, fliegender, Netzhaut beim 203.
— akkommodative Aenderungen beim 272.
Hunde, Lichtsinn bei 3.
—, Myopie der 199.
—, Retraktionsbewegungen bei 207.
Hundefloh, Lichtsinn beim 119.
Hydra, Lichtsinn bei 143.
Hydroidpolypen, Lichtsinn bei 144.
Hydrophiliden, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Hydrophilus, Pseudopupille bei 214.
Hyperoodon rostratus, Sinnesorgan bei 203.
Hyponomeuta malinella, Lichtsinn bei 93.
— variabilis, Lichtsinn bei 90.
Hyrax capensis (Klippdachs), Corpus nigrum bei 173.
—, Umbraculum bei 175.

Idothea tricuspidata, Lichtsinn bei 85, 87.
Inachus, Lichtsinn bei 84.
Indexvariationen 166.
Indizialkurve 166.
Infusorien, Lichtsinn bei 147.
Insektenauge, Bau des 217.
Interferenzfarbe des Rindertapetum 177.
Irispigment bei Nachtschmetterlingen 212.
Iristapetum bei Wirbellosen 213, 214.

Kameel, Corpus nigrum beim 173.
Kamm-Muschel, Auge der 280.
Kaninchen, Raddrehungen, kompensatorische, beim 207.
—, Refraktionserhöhung beim 272.
—, Verhalten, elektromotorisches, der Netzhäute 4.
Katzen, Lichtsinn bei 4.
—, Myopie der 199.
—, Pupillenspiel bei 7.
—, Refraktionszunahme bei 272.
Kernbildchen 166.
Klebemethode zur Untersuchung des Farbensinns 20.
Knoblauchkröte, Pupille bei der 173.

Digitized by Google

Kompensationsbewegungen der Augen 227.
Komplexauge der Arthropoden 209.
Kontraktilität der Zapfen 186.
Konvergenz bei Säugern 207.
Konvergenzbewegungen bei der Nahrungsaufnahme 206.
Kopffüßer, Lichtsinn bei 123.
Kormoran, Akkommodation bei 258.
Krebse, marine, Lichtsinn bei 70.
Krebstapetum 217.
Kristallkegel bei Insekten 209.
Krokodil, Pigmentwanderung beim 188.
—, schlitzförmige Pupillen bei 173.
—, Tapetum beim 176.
Krokodile, Sehpurpur bei 181.
Kröten, Akkommodation bei 242.

Labidocera (Amphipode), Lichtsinn bei 89.
Labriden, Augenbewegungen bei 206.
Labyrinth, Reflexvorgang im 207.
Lacerta, Akkommodation bei 250.
—, Pigmentwanderung bei 189.
— agilis, Akkommodation bei 250.
— —, Parietalorgan bei 204.
— viridis, Pupillenverengung bei 37.
Laemargus, Tapetum bei 178.
Lama, Corpus nigrum beim 173.
Lampyris, Netzhautbild bei 222.
— spendidula, Auge der 211.
Lasiocampa potatoria, Lichtsinn bei 92.
Lasius niger, Lichtsinn bei 118.
Leander, Lichtsinn bei 62.
— xiphias, Lichtsinn bei 84, 88, 89.
Lenticonus anterior 248.
Lepidopterenlarven, Lichtsinn bei 86.
Leptoplana tremellaris, Lichtsinn bei 139.
Leuchtkäfer, Auge des 211.
Leuciscus, Pigment bei 191.
— rutilus, Lichtsinn bei 46.
— —, Sehschärfe bei 196.
Libellen, Fluoreszenz bei 100.
— Ocelle bei 221.
—, Sehschärfe bei 222, 223.
—, Stirnocell der 101.
Libellenauge, Facetten im 217.
Libellula depressa, Lichtsinn bei 119.
Libinia, Lichtsinn bei 84.
Licht, terminales 55.
Lichtscheu bei Nachtvögeln 25.
Lichtwirkungen, sichtbare, an der Netzhaut 185.
Ligamentum pectinatum iridis des Vogelauges 264.
Lima hians, Lichtsinn bei 133.
— inflata, Lichtsinn bei 133.
— squamosa, Lichtsinn bei 133.
Limax, Lichtsinn bei 135.
— maximus, Lichtsinn bei 135.
Limnaeus stagnalis, Lichtsinn bei 134.
Limulus, Lichtsinn bei 89.
Linaria cymbalaria 113.
Linens ruber, Lichtsinn bei 141.
Linse, Fluoreszenz der 18.
Linse, Härte der 267.
—, Verhalten der, bei Wirbeltieren 166.
Linsen der Cephalopoden 167.
— der Fische 167.
Linsenbildchen, Purkinjesche 166.
—, vordere, bei Vögeln 255.
Linsenmuskel des Fischauges 236.
— des Selachierauges 239.
Linsenocellen bei Wirbellosen 209.
Linsenzylinder bei Wirbellosen 211.
Lithobius forficatus, Lichtsinn bei 121.
Lithodomus dactylus, Lichtsinn bei 133.
Littorina, Lichtsinn bei 133.
— rudis, Lichtsinn bei 133, 135.
Lobelia 110, 113.
Loebs Tropismenhypothese 64, 148, 152.
Lochkamera 235.
Locusta viridissima, Sehpurpur bei 184.
— —, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Loligo, Netzhaut bei 230.
—, Pupille bei 175.
— Embryonen, Lichtsinn bei 123.
Lophius, Retraktionsbewegungen bei 206.
Loripes, Lichtsinn bei 133.
Lucioperca sandra, Sehpurpur 181.
Lycaena, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Lycosa, Hauptaugen bei 280.
— ruricola, Lichtsinn bei 120.
Lycosiden, Hauptaugen bei 221.

Macrochiropteren, Netzhaut der 203.
Macromysis, Lichtsinn bei 85.
— flexuosa, Lichtsinn bei 88.
— inermis, Lichtsinn bei 88.
Macropsis, Lichtsinn bei 72.
Mactra solidissima, Lichtsinn bei 132, 133.
— stultorum, Lichtsinn bei 133.
Maja, Lichtsinn bei 84.
— squinado, Lichtsinn bei 89
Manometrie 282.
Mantis religiosa, Augenformen bei 218.
Maulwurfgrille, Lichtsinn bei 122.
Medusa aurita, Lichtsinn bei 145.
Mücken, Lichtsinn bei 96.
Mugil, Lichtsinn bei 46, 58, 60.
— brasiliensis, aphakischer Raum bei 173.
Müllerscher Muskel 264.
Musculus protractor lentis dorsalis und ventralis bei Anuren 242.
— tensor chorioideae bei Urodelen 242.
Musca domestica, Lichtsinn bei 119.
— vomitoria, Lichtsinn bei 120.
Muscidenlarven, Lichtsinn bei 120.
Muskel, Müllerscher 264.
—, Cramptonscher 258, 262, 264.
Muskelring 277.
Myctophum, Tapetum bei 178.
Myoid 185.
Myoidverkürzung beim Chamäleon 186.
— bei Reptilien 186.
— bei der Ringelnatter 186.
Myriapoden, Einzelocelle bei 209.
—, Lichtsinn bei 121.
Mysiden, Lichtsinn bei 70.
Mysis (M. longicornis?), Lichtsinn bei 71.
Myxomyceten, Lichtsinn bei 146.

Digitized by Google

Nachtinsekten, Auge der 210.
—, Trachealtapetum bei 216.
Nachtschmetterlinge, Lichtsinn bei 119.
—, Pigmentverschiebung im Facettenauge bei 212.
Nachtvögel, Dunkeladaptation der 15.
—, Lichtscheu bei 25.
—, Netzhaut der 27.
Nager, Pigmentkegel bei 270.
Nahecinstellung, aktive, bei Sauropsiden 284.
Nattern, Akkommodation bei 251.
—, Härte der Linse bei 267.
Nauplius-Larven, Stirnocelle bei 221.
Nautilus, Akkommodation bei 235.
—, Pigmentbecherocell bei 227.
Nebenaugen der Spinnen 221.
Nebenbelichtung des Tapetum 179.
Nebenpupillen 214.
Nebenretina der Teleskopfische 201.
Necrophorus germanicus, Zahl der Einzelfacetten 217.
Necturus, Lichtsinn bei 45.
Nemertinen, Lichtsinn bei 141.
Nephelis vulgaris, Lichtsinn bei 139.
Netzhaut der Nachtvögel 27.
—, chemische Reaktion der 194.
—, regionäre Verschiedenheiten der 189.
Netzhäute, elektromotorisches Verhalten der 4.
Netzhautpigment im Insektenauge 213.
Neuroepithel, Veränderungen am 185.
Neurofibrillen 208.
Neuropteren, Facetten der Hornhaut bei 210.
Nika edutis, Lichtsinn bei 87.
Niphargus, Lichtsinn bei 121.
Noctua coeruleocephala, Lichtsinn bei 93.
Notonecta glauca, Lichtsinn bei 100, 119.
Nystagmus bei Carcinus 227.

Octopus, Auge 280.
—, Lichtsinn bei 128.
—, Muskelring bei 277.
—, Pupille bei 174.
Oedogonium, Lichtsinn bei 149.
Odontoptera, Lichtsinn bei 86.
Ohreulen, Pupille bei 26.
Oligochäten, Stiftchensäume bei 208.
Oelkugeln 27.
—, Bedeutung der farbigen 23.
—, Farbe der, bei Huhn und Schildkröte 34.
—, Färbung der 22.
—, Verbreitung der farbigen 24.
—, Verteilung der, bei Schildkröten 196.
Oenothera biennis 112.
Operculum beim Rochen (Raja clavata) 175.
— bei Zahnwalen 172.
Opisthoproctus soleatus, Form des Auges bei 200.
Optischer Empfangsapparat 27.
Orchestia agilis, Lichtsinn bei 88.
Oscillaria, Lichtsinn bei 147.
Oscillarineen, Lichtsinn bei 146.
Ostrea, Lichtsinn bei 133.
Otaria, Form der Pupille bei 172.
Otocysten 227.
Otolithenapparate bei Krebsen 226.
Otus, Ciliarsystem bei 254.
— vulgaris, Akkommodationsbreite bei 265.

Pagellus, Sehschärfe bei 196.
Pagurus, Nebenpupillen bei 214.
Palaemon, Irispigment bei 213.
—, Lichtsinn bei 89.
—, phototrope Wanderung des Irispigments bei 215.
— serratus, Lichtsinn bei 85.
— squilla, Lichtsinn bei 85.
Palaemonetes, Lichtsinn bei 89.
— vulg., phototrope Wanderung des Irispigments bei 215.
Paludicella, Lichtsinn bei 141.
Pandorina, Lichtsinn bei 149.
Panorpa communis, Lichtsinn bei 119.
Papilio xanthomelas, Lichtsinn bei 93.
Paractis striata, Lichtsinn bei 145.
Paramaecium, Lichtsinn bei 149.
— bursaria, Lichtsinn bei 146.
Parietalauge bei Sauriern 204.
Parietalorgan 204.
Parinauds Hypothese von der Adaptationsunfähigkeit der Zapfen 38.
Patella, Lichtsinn bei 133.
Pavian, Lichtsinn bei 5.
Pecten 268.
—, Auge bei 280.
—, Neurofibrille der Sehzelle bei 208.
— Jacobaeus, Sehpurpur bei 182.
Pelomyxa, Lichtsinn bei 146.
Perichaete, Lichtsinn bei 137.
Periplaneta, Lichtsinn bei 122.
— americana, Lichtsinn bei 120.
Periophthalmus, Augenbewegungen bei 206.
—, Teleskopaugen bei 205.
— Koelreuteri, Akkommodation bei 237.
Pferd, Sehschärfe des 195.
Pferde, Myopie der 199.
—, Retraktionsbewegungen beim 207.
Pferdeegel, Lichtsinn bei 139.
Pfrillen, Parietalorgan bei 204.
Phalacrocorax carbo, Akkommodation bei 258.
Phänomen, Purkinjesches 24, 55.
Phaosomen, 136.
Pholax dactylus, Lichtsinn bei 129, 134.
Phototropismus 154.
Phoxinus laevis, Parietalorgan bei 204.
Phragmatobia fuliginosa, Lichtsinn bei 92.
Phronima-Auge 219.
Phycomyces, Lichtsinn bei 150.
Pickhöhe beim Huhn 205.
Picris crataegi, Lichtsinn bei 93.
Pieres napi, Netzhautpigment bei 213.
Pigmentbecherocell, epitheliales 227.
Pinealorgan bei Pfrillen 204.
Pigment, mobiles 192.

Digitized by Google

Pigment, stabiles 192.
Pigmentepithelzellen 186.
Pigmentwanderung 185.
— phototrope 186.
— in tapetumhaltigen Fischaugen 188.
Pinna, Lichtsinn bei 129, 133.
Pisa, Lichtsinn bei 84.
Planaria gonocephala, Sehpurpur bei 182.
— torva, Lichtsinn bei 139.
— —, Sehorgan bei 65.
— —, Sehpurpur bei 182.
Planorbis corneus, Lichtsinn bei 34.
Platyonychus ocellatus, Augenbewegungen bei 227.
Platytroctes, aphakischer Raum bei 199.
—, Fovea lateralis bei 205.
Pleuronectiden, Retraktionsbewegungen 206.
Pleuronema chrysalis, Lichtsinn bei 149.
Podopsis, Bewegungen der Facettenaugen bei 226.
— Slabberi, Lichtsinn bei 70.
Polychäten, Sehorgan 65.
Polygordius-Larven, Lichtsinn bei 89.
Polynoe, Lichtsinn bei 139.
Polyorchis, Lichtsinn bei 145.
Polystomum integerrimum, Sehpurpur bei 182.
Pomatomus telescopium, Tapetum bei 178.
Porthesia chrysorrhoea, Lichtsinn bei 90.
— dispar, Lichtsinn bei 94.
Potamanthus, Augenformen bei 218.
Priacanthus, Form des Auges bei 200.
Protractor corporis ciliaris bei Vögeln 257, 262.
Procyon (Waschbär), Lichtsinn bei 4.
Proteus, Lichtempfindlichkeit bei 45.
Psammobia vespertina, Lichtsinn bei 129, 134.
Pseudopupille im Schmetterlingsauge 212.
Pteropus medius, Netzhaut bei 203.
Pterotrachea, Fenster der Augenhüllen bei 202.
—, Netzhaut bei 228.
Punktsehschärfe beim Menschen 197, 224.
Pupillarfasern 170.
Pupille 169.
Pupillen, schlitzförmige 173.
Pupillenspiel, Einfluß homogener Lichter 6.
— der Vögel 15.
Pupillenreaktion, direkte 171.
— bei Cephalopoden 123.
Pupillenverengung bei Lacerta viridis 37.
Purkinjesche Linsenbildchen 166.
Purkinjesches Phänomen 24, 55.

Raddrehungen, kompensatorische 207.
Raja clavata, Operculum bei 175.
Rana clamata, Lichtsinn bei 42.
— pipiens, Lichtsinn bei 45.
— temporaria, Akkommodation bei 242.
— virescens, Lichtsinn bei 42.
Ranatra, Lichtsinn bei 122.
— fusca, Lichtsinn bei 120.
Randstrahlen, Funktion der Abblendung der Iris 169.
Raubsäuger, Retraktionsbewegungen bei 207.
Raum, aphakischer bei Fischen 173, 202.
—, — bei Fischen 270.
Raupen, Lichtsinn bei 90.
Reaktion, chemische, der Netzhaut 194.
Regenwurm, Lichtsinn beim 135.
Refraktion des Wirbeltierauges 198.
Refraktometer, Abbesches 167.
Regenwürmer, Stiftchensäume bei 208.
Reizung, elektrische, des Ciliarmuskels 284.
Reniera filigrana, Lichtsinn bei 143.
Reptilien, Lichtsinn bei 28.
Retinalpigment bei Wirbellosen 213.
Retinaltapetum bei Spinnen 221.
Retraktionsbewegungen bei Wirbeltieren, 206.
Retractor bulbi 206.
— lentis bei Fischen 236, 284.
Rhabdom, axiales, bei Wirbellosen 208.
Rhabdomere, der Sehzellen bei Wirbellosen 20.
Rhinolophus hipposiderus, Sehpurpur bei 180.
Rhizopoden, Lichtsinn bei 147.
Rhomboidichthys podas, Augenbewegungen bei 206.
Richtungssehen bei Wirbeltieren 165.
Riesensalamander, japanischer, Akkommodation beim 240.
Rind, Sehschärfe beim 195.
Rindenbildchen bei Ochsenaugen 166.
Ringband, ciliares elastisches, bei Vögeln 257.
Ringelnatter, Akkommodation bei der 252.
—, Härte der Linse bei der 267.
Ringwulst der Sauropsidenlinse 167.
Röhrenwürmer, Sehorgan bei 228.
Röntgenstrahlen, Wirkung auf die Augen der Frösche 44.
Rotgrünblinde 21.
Rotkehlchen, Sehschärfe der 195.

Salamandra atra, Akkommodation bei 241.
— maculosa, Akkommodation bei 240, 243.
Sapphirina, Augenformen bei 219.
Sargus vulgaris, Lichtsinn bei 47.
Sarsia, Lichtsinn bei 145.
Säugerlinsen 166, 167.
Säugertapetum 177.
Saurier, Akkommodation bei 249
—, augenähnliches Parietalorgan bei 204.
Sauropsidenlinse 167.
Scheitelfleck bei Pfrillen 204.
Schildkrötenauge, Akkommodationsvorgang 246.
Schizopoden, Augenformen bei 218.
Schlammschnecke, Lichtsinn bei 135.
Schlammspringer, Akkommodation bei 237.
— (Periophthalmus) Refraktion bei 198.

Digitized by Google

Schlangenauge, Akkommodation des 251.
Schlitzform der Pupille bei Raubtieren 172.
Schlupfwespen, Lichtsinn bei 98.
Schmetterlinge, Sehschärfe bei 222.
Schmuckfarben der Vögel, 22.
Schnappfisch (Lutianus griseus) Lichtsinn bei 58
Schneckenauge (Limax maximus) Sehzellen beim 203.
Schwämme, Lichtsinn bei 143.
Schwärmsporen, Lichtsinn bei 149.
Schwerstflintglas 99, 138, 179.
Scorpaena, Pigmentwanderung bei 187.
Scutigera, Einzelocelle bei 209.
Scyllium, Ciliarring bei 239.
—, Pupille bei 174.
—, Sehschärfe bei 196.
—, Tapetum bei 176.
Seeanemonen, Lichtempfindlichkeit bei 145.
Seebeck-Holmgrensche Wollprobe 20.
Seefische, Akkommodation bei 236.
—, intraokularer Druck bei der Akkommodation 282.
Seehundauge, schlitzförmige Pupille am 172.
Seeigel, Lichtsinn bei 142.
—, Stiftchensäume beim 208.
Seestern, Lichtsinn beim 142.
Sehen beim Frosche 189.
—, stereoskopisches, bei Wirbeltieren 205.
—, zweiäugiges, mit Facettenaugen 226.
Sehfasern, 170.
Sehfeldstellen, Wechselwirkung der 194.
Sehgelb 181.
Sehnervenkreuzung bei Wirbeltieren 205.
Sehpurpur 179.
— bei Wirbellosen 182.
— der Wirbeltiere 123.
Sehschärfe des Facettenauges 222.
— des Menschenauges 194.
Sehzellen bei Wirbellosen 208.
Seitenauge bei Tiefseekrebsen 218.
Selachier, Akkommodation bei 239.
— Stäbchenstreckung bei 193.
Semotilus atromacul., Lichtsinn bei 58.
Sepia, Lichtsinn bei 123, 124, 125.
—, Netzhaut bei 230.
—, Pupille bei 174.
Sepiola Rondelettii 279.
Serpula contortuplicata, Lichtsinn bei 140.
— uncinata, Lichtsinn bei 141.
Serranus, Retraktionsbewegungen 206.
Sertulaella polyzonias, Lichtsinn bei 144.
Silphiden, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Simocephalus, Lichtsinn bei 78, 88.
— vetulus, Lichtsinn bei 83.
Sinneszellen, primäre, bei Wirbellosen 208.
Siphonen, Lichtsinn bei 129.
Siphostoma, Sehschärfe bei 196.
Sittiche, Ciliarsystem der 254.
Skorpion, Lichtsinn bei 122.
Smaris alcedo, Lichtsinn bei 62.
Solecurtus, Lichtsinn bei 133.
Solen ensis, Lichtsinn bei 129.
— siliqua, Lichtsinn bei 129.
Sperlinge, Ciliarsystem der 254.
Sphaerechinus, Lichtsinn bei 142.
—, Sehpurpur bei 183.
Sphingiden, Pigmentverschiebung im Facettenauge bei 212.
—, phototrope Wanderung des Irispigments bei 215.
Sphinx atropos, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
— ligustri, Sehpurpur bei 184.
— —, Pseudopupille bei 212.
Spinnen, Augen der 221.
—, Hauptaugen der 280.
—, Lichtsinn bei 120.
Spirographis Spallanzani, Lichtsinn bei 141.
Spornfrosch, afrikanischer (Xenopus Müller), Lichtsinn bei 38, 41.
Springspinnen, Augen der 221.
Squalius cephalus, Lichtsinn bei 46.
Squatina angelus, Tapetum cellulosum bei 176.
Squilla, Bewegungen der Facettenaugen bei 226.
—, Fixierbewegungen bei 224.
—, Statocyste bei 227.
— mantis, Lichtsinn bei 85.
Stäbchen mit kegelförmigen Außengliedern bei Tritonen 189.
— der Wirbeltiernetzhaut 180.
Stäbchenkörner 194.
Stäbchennetzhäute 188.
Stäbchenstreckung durch Licht 193.
Stäbchenwanderung 188.
Statocyste, Zerstörung der 227.
Stechmücke (Culex pipiens), Lichtsinn bei 95.
Steinkauz, Pupille des 26.
Stemmata bei Insekten und Krebsen 219.
Stenobothrus variabilis, Lichtsinn bei 119.
Stenorhynchus, Lichtsinn bei 84.
Stentor, Lichtsinn bei 121, 147.
— coeruleus, Liehtsinn bei 148.
— viridis, Lichtsinn bei 146.
Stiere, Farbensinn bei 5.
Stiftchen der Sehzelle bei Wirbellosen 208.
Stiftchensaum bei Amphioxus 65.
— der Sehzelle bei Wirbellosen 208.
Stirnauge der Fliege 281.
Stirnaugen bei Insekten 209.
Stirnocell bei Agrion 281.
Stirnocelle bei Insekten und Krebsen 219.
— der Libellen 101.
Strahlen, ultraviolette 100, 194.
Streif des deutlichsten Sehens 231.
Superpositionsbild bei Wirbellosen 211.
Süßwasserfische, Akkommodation bei 236.
—, intraokularer Druck bei der Akkommodation 282.
Süßwasserkrebse, Lichtempfindlichkeit bei 76.
Syngnathiden, Retraktionsbewegungen bei 206.

Digitized by Google

Syngnathus, Sehschärfe bei 196.
— acus, Lichtsinn bei 61.
Syrnium, Ciliarsystem bei 254.
— aluco, Akkommodationsbreite bei 265.
Stylocheiron mastigophorum, Augenformen bei 218.

Taginsekten, Facettenauge bei 209.
—, Retinalpigment bei 213.
Tagschmetterlinge, Sehschärfe der 223.
Tagvögel, Farbensinn und Adaptation bei 9.
Talorchestia, Hirndurchschneidung bei 88.
Tanzmäuse, Lichtsinn bei 4.
Tapetum des Facettenauges 216.
— bei Teleskopfischen 202.
— cellulosum bei Raubtieren 177.
— — der Selachier 176.
— chorioideale 176.
— fibrosum bei Wiederkäuern 177.
— retinale 176.
Taube, Farbensinn und Adaptation bei der 10.
Tauben, albinotische, adaptative Aenderungen im Auge 13.
—, Pupillenspiel 16.
Tauchervögel, Akkommodation bei 258.
Taumelkäfer, Zweiteilung des Auges beim 219.
Tegenaria domestica, Lichtsinn bei 120.
Teichschildkröten, Härte der Linse bei 267.
Teleosteer, Akkommodation bei 236.
Teleoskopaugen bei Fischen 199, 205.
Teleskopfische, aphakischer Raum bei 199.
—, Nebenretina der 201.
Tensor chorioideae des Wirbeltierauges 276.
— — bei Vögeln 257.
Testudo, Myoidverkürzung bei 186.
— graeca, Sehpurpur bei 181.
— marina, Pigmentwanderung bei 189.
Tetramorium caespitum, Lichtsinn bei 117.
Tettigonia viridis, Lichtsinn bei 119.
Thomisiden, Hauptaugen bei 221.
Tiefenwahrnehmung, binokulare 205.
Tiefseecephalopoden, Netzhaut bei 230.
Tiefseefische, Fovea lateralis bei 205.
—, Sehschärfe bei 196.
Tiefseekrabbe, Tapetum bei der 178.
Tiefseekrebse, Augenformen bei 218.
Tiere, lamprotope 155.
—, skototrope 155.
Totalindex der Linse 166.
Todaropsis, Netzhaut bei 230.
Trachealtapetum bei Nachtinsekten 216.
Tracheenäste, lufthaltige, bei Nachtinsekten 216.
Trachelomonas, Lichtsinn bei 146, 149.
Trial and error Reaktionen 137, 149.
Trigla corae, Sehschärfe bei 196.
Trichopteryx grandicollis, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Triton, Lichtsinn bei 42.
— alpestris, Akkommodation bei 241.
— cristatus, Akkommodation bei 241.
— torosus, Akkommodation bei 240.
Trochophorenlarven, Sehorgan bei 65.
Tropidonotus natrix, Akkommodation bei 252.
Tropismenhypothese Loebs 64, 93, 148, 152.
Truthahn, Farbensinn und Adaptation beim 12.
Turmfalken, Ciliarsystem bei 254.
— (Falco tinnunculus). Farbensinn und Adaptation bei 10.

Ulothrix, Lichtsinn bei 149.
Ultraviolett, Wahrnehmung des, bei Ameisen 118.
Ulva 149.
Umbraculum bei Hyrax capensis (Klippdachs) 173, 175.
Unio pictorum, Lichtsinn bei 132.
Unke, Pupille bei der 173.
Uranoscopus, Operculum bei 175.
—, Retraktionsbewegungen bei 206.
Urodelen, Akkommodation bei 240, 242.
—, schlitzförmige Pupille bei 173.

Vallisneria 146.
Vampyroteuthis, Teleskopaugen bei 202.
Vanessa, Lichtsinn bei 136.
— antiopa, Lichtsinn bei 120.
— Io, Lichtsinn bei 92, 93.
— urticae, Lichtsinn bei 93.
— —, Zahl der Einzelfacetten bei 217.
Venus verrucosa, Lichtsinn bei 133.
Veränderungen am Neuroepithel 185.
Verbreitung der farbigen Oelkugeln in der Wirbeltierreihe 24.
Veretillum, Lichtsinn bei 145.
Verhalten, elektromotorisches, der Netzhäute 4.
Vermilia, Sehorgan bei 228.
Verschiedenheiten, regionäre, der Netzhaut 189.
Vertikaldivergenz bei Wirbeltieren 207.
Vespa crabro, Sehzelle bei 203.
Vogelauge, Akkommodationsvorgang im 261.
Vogelnetzhaut, Anatomie der 26.
Vögel, Pupillenspiel der 15.
—, Ciliarsystem der 254.
—, Fluggeschwindigkeit 268.
—, Schmuckfarben der 22.
Volvox globator, Lichtsinn bei 149.

Waldkäuze, Pupille bei 26.
Wanderung, phototrope, des Irispigments bei Krebsen 214.
Waschbären (Procyon), Lichtsinn bei 4.
Wassermilben, Lichtsinn bei 81.
Wassermolch, amerikanischer (Diemictylus viridescens), Lichtsinn bei 38.
Wassersäuger, Pupille der 170.
Wasserskorpion, Lichtsinn bei 120.
Wechselwirkung der Sehfeldstellen 194, 223.
Weißfisch, Pigmentwanderung beim 187.
Weißwale, Sinnesorgan bei 203.
Wellhornschnecke, Lichtsinn bei der 133.

Digitized by Google

Wiederkäuer, Retraktionsbewegungen bei 207.
Windenschwärmer, Sehschärfe bei 222.
Wirbeltierauge, Refraktion des 198.
Wirbeltiere, Sehpurpur der 123.
Wolf, akkommodative Aenderungen beim 272.
Wollprobe, Seebeck-Holmgrensche 20.
Würfelnatter, Akkommodation bei der 252.
—, Härte der Linse bei der 267.
Würmer 135.

Zahl der Einzelfacetten des Insektenauges 217.
Zahnwale, Form der Pupille 172.
Zamenis, Akkommodation bei 252.
Zapfen, Adaptationsunfähigkeit der 24.
Zapfenellipsoide 193.
Zapfenkörner im Taubenauge 194.
Zapfennetzhaut im Tagvogelauge 24.
— der Schildkröte 181.
Zapfenstellung des Hell- und Dunkelauges 185.
Zeus Faber, Formveränderung der Campanula bei 237.
Zoarces vivip. 116.
Zonulaspannung des Vogelauges 262.
Zornnatter, Akkommodation bei der 252.
Zweikammermethode von Graber 42.
Zyklopenauge bei Krustern 219.

NOV 3 1920

Digitized by Google

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 4061

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 02454 8847

Digitized by Google

Digitized by Google